



TITLE:

アブラナ科植物と植食性昆虫の相互作用に関する生態学的研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

矢野, 修一

CITATION:

矢野, 修一. アブラナ科植物と植食性昆虫の相互作用に関する生態学的研究. 京都大学, 1995, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1995-05-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3102645>

RIGHT:

新	農
農	
705	

京大附図

アブラナ科植物と植食性昆虫の相互作用 に関する生態学的研究

1 9 9 5

矢野修一

アブラナ科植物と植食性昆虫の相互作用
に関する生態学的研究

1995

矢野修一

目次

第1章 序論	1
第2章 材料と調査地	
I. アブラナ科野生植物	8
II. 主要な植食性昆虫	10
III. 調査地	10
第3章 アブラナ科植物の特性と植食性昆虫群集	
I. はじめに	12
II. 方法	13
III. 結果	
1. 植食性昆虫にとってのアブラナ科植物の特性	
(1) 植物のフェノロジー	17
(2) 餌としての植物の質的条件	18
2. アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の群集構造	
(1) 植食性昆虫の食性の分類	21
(2) 植食性昆虫の種数	21
(3) 植食性昆虫の総個体数	24
(4) スペシャリストの比率	24
(5) 植食性昆虫群集の多様度	24
IV. 考察	27
第4章 植物の物理的な誘導防衛機構	
I. はじめに	30
II. 材料・方法	31
III. 結果	
1. オオバタネツケバナに対する食害	
(1) オオバタネツケバナのフェノロジーと植食性昆虫の消長	36
(2) 繁殖器官を食害する植食性昆虫種	36
2. 果皮の破裂による種子の誘導防衛機構	
(1) 防衛誘導のコスト	39
(2) 種子の防衛効果の推定	39
IV. 考察	43
第5章 植物の化学的な防衛機構と植食者の対抗適応	
I. はじめに	45
II. 材料・方法	47

III.結果	
1.植物葉の悪い質的条件の維持特性	
(1) 植物体との連絡が葉の質的条件に及ぼす影響	51
(2) ワサビの葉の悪い質的条件の維持特性	51
2.スペシャリストによる対抗適応	
(1) ワサビを利用する植食性昆虫群集の消長	53
(2) ヘリジロカラスノメイガに対するワサビの抵抗性	53
IV.考察	56
第6章 捕食者を利用した植物の間接的防衛機構	
I. はじめに	61
II. 材料・方法	63
III.結果	
1.イヌガラシの主要植食性昆虫による被害の推定	
(1) 主要植食性昆虫による推定食害量の変動	72
(2) モンシロチョウの生涯摂食量と株当たり資源量との比較	72
(3)イヌガラシの食害率の頻度分布	72
2.アリを利用したイヌガラシの間接的防衛機構	
(1) アリの誘引に果たす花の役割	75
(2) アリによる防衛効果	75
(3) 他の訪花性昆虫とアリとの関係	78
3.食害率に対応したイヌガラシの繁殖投資戦略	
(1) 食害歴の異なる個体に対するモンシロチョウの反応	78
(2) 切葉にともなう繁殖投資の変化	81
IV.考察	81
第7章 総合考察	87
要約	95
謝辞	99
引用文献	101

第1章 序論

植物と植食性昆虫の相互作用は、陸上生態系における生物間相互作用のなかの大きな割合を占めている(Strong, 1988)。その多様な相互関係を幾つかのパターンに分けて認識することは、生物多様性の実態を解明する上で重要と考えられる。小型の植食性昆虫は、産卵、摂食、居住、避難など、活動の多くを植物に依存するので、彼らは寄主植物の特性に対して適応的にふるまうように常に選択を受けていると考えられる(Strong et al., 1984)。こうした観点から、近年、植物側の特性に基づいて植食性昆虫の食性幅や群集構造を説明する研究が発展してきた。

植物側の特性に基づいて植食性昆虫の食性幅や群集構造の説明を最初に試みたのは、EhrlichとRaven(1964)の化学的共進化学説である。要約すると、突然変異などで新たな化学防衛物質を獲得した植物がそれによって植食者の食害から一定の期間解放されて適応放散する結果、その化学防衛物質を共有する新たな植物分類群が出現する。その後この植物の化学防衛物質の障壁を突破し、この植物群を利用するようになった植食者は、逆に植物の化学防衛物質を寄主植物探索の鍵として利用するよう特殊化し、未開拓のニッチ上で種分化し、拡散共進化したとするものである(Thompson, 1989)。その具体的な例として、アブラナ科植物に共通するカラシ油配糖体という二次代謝物質が(e.g. Ettlinger & Kjaer, 1968; Hedge, 1976)、耐性をもたない植食者に対しては低濃度で毒性を示すが(Erickson & Feeny, 1974; Blau et al., 1978)、アブラナ科植物群に特殊化した植食者には寄主植物の探索や産卵、摂食に不可欠な刺激物質として利用されている事実がある(David & Gardiner, 1966; Feeny, 1976, 1977)。このアブラナ科植物と植食性昆虫の関係は、上記の化学的共進化学説を強く支持した。こうした背景から、植食者の寄主植物利用における植物の化学成分の重要性が注目され(e.g. Berenbaum, 1990)、餌としての植物の好適性にその後の議論が集中するようになった。

た。

植食性昆虫各種が利用する植物の種数(以下食性幅と略記する)は一般に狭く限られ、昆虫種間で異なっている。その原因は、ある植物種に対する植食性昆虫種の利用能力が向上すると、それと引き換えに他の植物種への利用能力が低下するという適応のトレードオフの結果として説明されてきた(e.g. Levins & MacArthur, 1969; Gould, 1979)。そこで、寄主植物とそれ以外の植物に対する植食者の利用能力のトレードオフを実証するために、植食性昆虫の幼虫の摂食実験を行ない、生存率や成長速度などの寄主適合性の比較が行なわれた。しかし、植食者は必ずしも自らの利用する植物だけに対して高い寄主適合性を示さないことから(e.g. Rausher, 1984a, b; Via, 1984a, b; Weber, 1985; Hare & Kennedy, 1986; Futuyma & Philippi, 1987 but see Via, 1986, 1991)、トレードオフの真偽が盛んに議論された(e.g. Futuyma & Philippi, 1987; Bernays & Graham, 1988; Rausher, 1988; Gould, 1988)。

しかし、実験室内で測定される幼虫の寄主適合性は、植物に対する植食者の利用能力の一部を反映するに過ぎず(Crawley, 1983)、そこにトレードオフが検出される保証はない(Rausher, 1988; Jaenike, 1990)。事実、植食性昆虫は最も高い寄主適合性が得られる植物種を必ずしも利用していないことも知られている(e.g. Via, 1984; Futuyma & Peterson, 1985; Hare, 1990; Ohsaki & Sato, 1994)。そこで、寄主適合性と利用の不一致は、以下に示すような寄主適合性による選択差以外の代替仮説によって説明されている(e.g. Thompson, 1988; Thompson & Pellmyr, 1991)。例えば、好適な植物の時空的な分布が植食者と一致しない(Chew, 1977)、植物の豊富さや植物個体の大きさが十分でない(Thompson, 1988)、植物を利用した場合の天敵による被捕食機会が高い(Bernays & Graham, 1988)、植食者が植物に適応するための歴史的期間が経過していない(Strong et al., 1984)などの仮説が考えられている。

植物に特殊化することが植食性昆虫にとって適応的であることは、食性幅の

狭いスペシャリストの植食性昆虫の記載種数が、食性幅の広いジェネラリストより多いことにも反映されると考えられてきた(e.g. Bernays & Graham, 1988; Berenbaum, 1990)。しかし、記載種数の多さから自然界にスペシャリストが多いと単純に結論することには問題がある(Andow & Imura, 1994)。植物上にはそれを利用する植食性昆虫の群集がみられるが、それらの多くの群集にまたがるジェネラリストの種が記載種数では1種と扱われている。しかし、特定植物上の群集ではスペシャリストの種数が多数を占めるとは限らない(e.g. Futuyma & Gould, 1979)。また、寄主植物の系統の制約などのために、植食者が植物に特殊化する機会よりも食性幅を拡げる機会が小さいため、スペシャリストの種数が必然的に多くなるという考えもある(Moran, 1988)。この観点に立てば、スペシャリストの記載種数の多さは、植物に特殊化することが適応的であることの指標とはみなせない。したがって、スペシャリストとジェネラリストの記載種数を比べるよりも、特定の植物を利用する植食者の群集において、両者の種数や個体数の多さを比べれば、スペシャリストがジェネラリストよりも高い植物の利用能力を持つかどうかを別の観点から示唆できるだろう。

前述の化学的共進化学説(Ehrlich & Raven, 1964)は、化学成分という植物資源の質的特性に基づいて、植物を利用する植食性昆虫の群集構造が説明できることを示唆した点において意義深い。植食性昆虫の群集では、構成者間に資源をめぐる競争が生じることは稀であり、植物資源の諸特性に植食者が個別に対応して群集が生じているに過ぎないという見方が有力になってきた(Strong et al., 1984)。植食性昆虫の個体群を競争の生じない低密度に保つと考えられてきた環境変動や天敵による捕食、資源の時空的変動といった要因も、植物自身の構造や生育環境、生活史などの特性と深く関わることを示されてきた(e.g. Collinge & Louda, 1989; Letourneau, 1988; Grevstad & Klepetka, 1992; Feeny, 1976)。したがって、植食性昆虫の群集構造は、前述の寄主利用に関する議論の延長として考えることができる。こうした観点から、植物側の諸特性に基づいて植食性昆虫の

群集構造を説明することが本研究の第一課題である。

一方、植食者の食害は植物に選択圧を及ぼすので(Louda, 1984; Crawley, 1985)、植物側には食害を回避する適応戦略が発達するはずである。食害される植物資源の割合が一般に低いことは(Hairston et al., 1960)、食害の選択圧の欠如を示すのではなく、全ての野生植物が食害に対する何等かの防衛機構を持つ結果と考えるべきである(e.g. Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976)。こうした観点から、植食者の食い付きを防ぐ表面構造(Levin, 1973; Coley, 1983)や植食者の摂食・消化を阻害する二次代謝物質(Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976)など、植物自身の生理・生態的な観点からは適応的な説明のつかない諸特性に対して、物理・化学的な食害防衛機構としての解釈が与えられてきた。

しかし、現実には食害を受けない植物を観察しても、防衛機能を持つと思われる特性が食害を軽減していることを証明はできない。これと同様に、生物種間にすみわけをもたらす種間競争も、現実にはその種間関係を観察できないが、この場合は、特定種を除去すると他種の分布域が拡大することから、間接的に競争の存在が証明されている(e.g. Connell, 1961)。ならば、防衛機能を持つと思われる植物形質を実験的に除去できれば、潜在的な食害の選択圧を観察でき、植物と植食者の相互作用の存在が明らかになるはずである。また一方では、長年の人為選択によって野生種に比べて「抵抗性」の低下した栽培品種は、それを人工的な化学防衛物質である農薬で肩代わりしない限り、速やかに植食性昆虫に食い尽くされる。これは、食害の選択圧を端的に示す例といえる。

植物は限られたエネルギー資源の供給を成長や繁殖と食害防衛に配分する(Simms & Rausher, 1987; Bazzaz et al., 1987)。その配分は、繁殖を通じた適応度の増加と食害回避によってもたらされる適応度の増加の総和が最大になるようにトレードオフされていると考えられる(最適防衛理論; Rhoades, 1979)。特定の防衛形質を持つ植物個体が、それを持たないものよりも種子数などの繁殖パラメータが低くなる例は(e.g. Cates, 1975; Dirzo & Harper, 1982; Coley, 1986; Briggs &

Schultz, 1990)、防衛形質を持つことに適応度コストがかかることの傍証とされる。

繁殖と防衛活動の資源トレードオフという観点から注目されるのが、食害を受けた植物が質的に劣化する誘導反応である。誘導反応には、組織の損失に伴う消極的な資源再配分の結果(Bryant et al., 1983; Bazzaz et al., 1987)とみなせる変化や、化学防衛への積極的な投資の結果とみなせる反応もある(Karban & Myers, 1989)。後者の誘導反応は、食害状況に応じて繁殖と防衛活動への資源配分を最適化できる合理的な防衛機構と考えられている(e.g. Karban & Myers, 1989; Baldwin et al., 1990)。そのような防衛機構を持つ植物では、防衛を誘導するための資源のトレードオフによって繁殖パラメータの低下がもたらされるはずである。しかし、防衛の誘導にかかる適応度コストは、いまだにほとんど検出されていない(e.g. Brown, 1988; Simms & Rausher, 1987, 1989; Karban, 1993 but see Baldwin et al., 1990)。一方では、化学防衛物質の生産や貯蔵に要する生化学的なコストが検出されつつある(e.g. Gershenzon, 1992)。この生化学的成本と適応度コストとの関連は現在のところは不明だが(Karban, 1993)、防衛活動に適応度コストがかかることは必至と考えられ(Simms & Rausher, 1987; Brown, 1988; Simms, 1992; Rausher et al., 1993; Karban, 1993)、その実証が待たれている。

近年、天敵による植食者の捕食機会を高める植物の諸特性が、間接的な食害防衛機構としてにわかに注目されてきた(Price et al., 1980)。例えば、植物の量的化学防衛物質は、植食者の発育を遅延させることによって彼らの捕食者への暴露期間を延ばして死亡率を高め(Price et al., 1980)、食痕から揮発する植物成分は、信号化学物質として天敵の寄主探索行動に利用される(e.g. Price et al., 1987; Dicke & Sabelis, 1988)。また、代替食物(Bentley, 1977; Tilman, 1978; Hagen, 1986)や住居(Janzen, 1966)の提供によって防衛者を滞在させる植物種も多い。この代表例は広食性捕食者のアリと共生的関係を持つ植物である(Bentley, 1977)。植食者の天敵を利用した防衛機構を持つこれらの植物では、直接的な食害防衛機構を持つ

植物とは異なる植食者の群集構造が報告されている (Stephen & Carroll, 1982; Heads, 1986; Fowler & MacGarvin, 1985)。

以上のような多様な食害防衛機構の中から植物種がどれを採用するかは、植物自身の生活史特性と密接に関わるはずである (Feeny, 1976; Coley et al., 1985; Berryman, 1988)。例えば、植食者の活動する季節に成長や繁殖の期間を同調させない植物のフェノロジーは、植食者の利用を制限し (e.g. Kinsman & Platt, 1984; Collinge & Louda, 1989)、動けない植物の時間的な食害回避機構となる。食害を回避できるフェノロジーを持つ植物種では、他の食害防衛機構への投資が不要となるだろう。このような観点から、植物のフェノロジーのパターンと食害防衛戦略の関連を論じることが本研究の第二の課題である。

本研究では、アブラナ科野生植物とそれを利用する植食性昆虫群集の相互関係をパターン認識するために、植物種のフェノロジーと植食性昆虫種の食性幅という生態学的な観点から両者をパターン分けして、その対応関係を議論する。このように、ひとつの植物群とそれを利用する植食者の系を対象に、双方の観点から相互作用を実証的に論じる試みは前例がないと思われる。また、アブラナ科野生植物を利用する植食性昆虫種のほとんどが、アブラナ科蔬菜類の害虫として名を連ねる。その彼らのために野生植物が食い尽くされないのは、それら何らかの食害防衛機構を備えるからであろう。これら両者の攻防の実態を解明することは、栽培植物の「食害防衛戦略」を考えるための重要な基礎情報を提供できるはずである。

先ず2章では、本研究で扱う材料と調査地の概要を記述する。3章では、アブラナ科野生植物各種の餌資源としての特性に基づいて、植物種ごとの植食性昆虫の群集構造が説明できることを示す。4章では、植物の繁殖器官の物理的な特性が、種子の食害を妨げる誘導的な防衛機構として機能する実例を示す。5章では、植食者の利用を妨げる植物の化学的防衛機構の特性と、それを利用するスペシャリストの植食者のもつ摂食行動の因果関係について解析する。6

章では、自家和合性植物の花蜜が、植食性昆虫の捕食者であるアリを誘引する間接的な防衛機構として機能する実例を示す。最後の7章ではこれらの結果を総括し、アブラナ科野生植物とそれを利用する植食性昆虫群集の相互作用にみられる多様なパターンについて、進化生態学の見地から総合的な考察を行なう。

第2章 材料と調査地

1. アブラナ科野生植物

以下の10種のアブラナ科野生植物を材料とした。ナズナ(*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic.)、タネツケバナ(*Cardamine flexuosa* With.)、シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)、セイヨウカラシナ(*Brassica juncea* (L.) Czern.)、オオバタネツケバナ(*Cardamine scutata* Thumb.)、ヒロハコンロンソウ(*Cardamine appendiculata* Fr. et Sav.)、ワサビ(*Wasabia japonica* (Miq.) Matsumura)、スズシロソウ(*Arabis flagellosa* Miq.)、ハクサンハタザオ(*Arabis gemmifera* (Matsum.) Makino)、イヌガラシ(*Rorippa indica* (L.) Hieron)。これらはいずれも京都市近郊で豊富にみられ、生育場所が重なる場合も多い。ナズナ、タネツケバナ、シロイヌナズナ、セイヨウカラシナは一年草であり、他は多年草である。アブラナ科の植物はいずれも二次遷移の初期の攪乱環境に生育するが、とりわけ一年草の各種とイヌガラシは、相対的に攪乱度の高い環境に多くみられる。オオバタネツケバナ、ヒロハコンロンソウ、ワサビは清流沿いにみられ、スズシロソウとハクサンハタザオは、林縁部の下草としてよくみられる(e.g. 北村・村田, 1961)。アブラナ科植物の基本成長パターンは同じで、成長初期にはロゼットがみられ、開花・種子生産期にはいと花茎の柱台が起こる(図2-1)。アブラナ科の植物は地中海地域を起源にするとされ(Hedge, 1976)、現在は熱帯を除く全世界に広く分布している(Feeny, 1977)。また、アブラナ科植物の組織中には、カラシ油配糖体という共通の二次代謝物質が存在する(e.g. Ettlinger & Kjaer, 1968; Hedge, 1976)。この低分子化合物は、耐性をもたない植食性昆虫に対しては低濃度で毒性を示すことが知られる(Erickson & Feeny, 1974; Blau et al., 1978)。

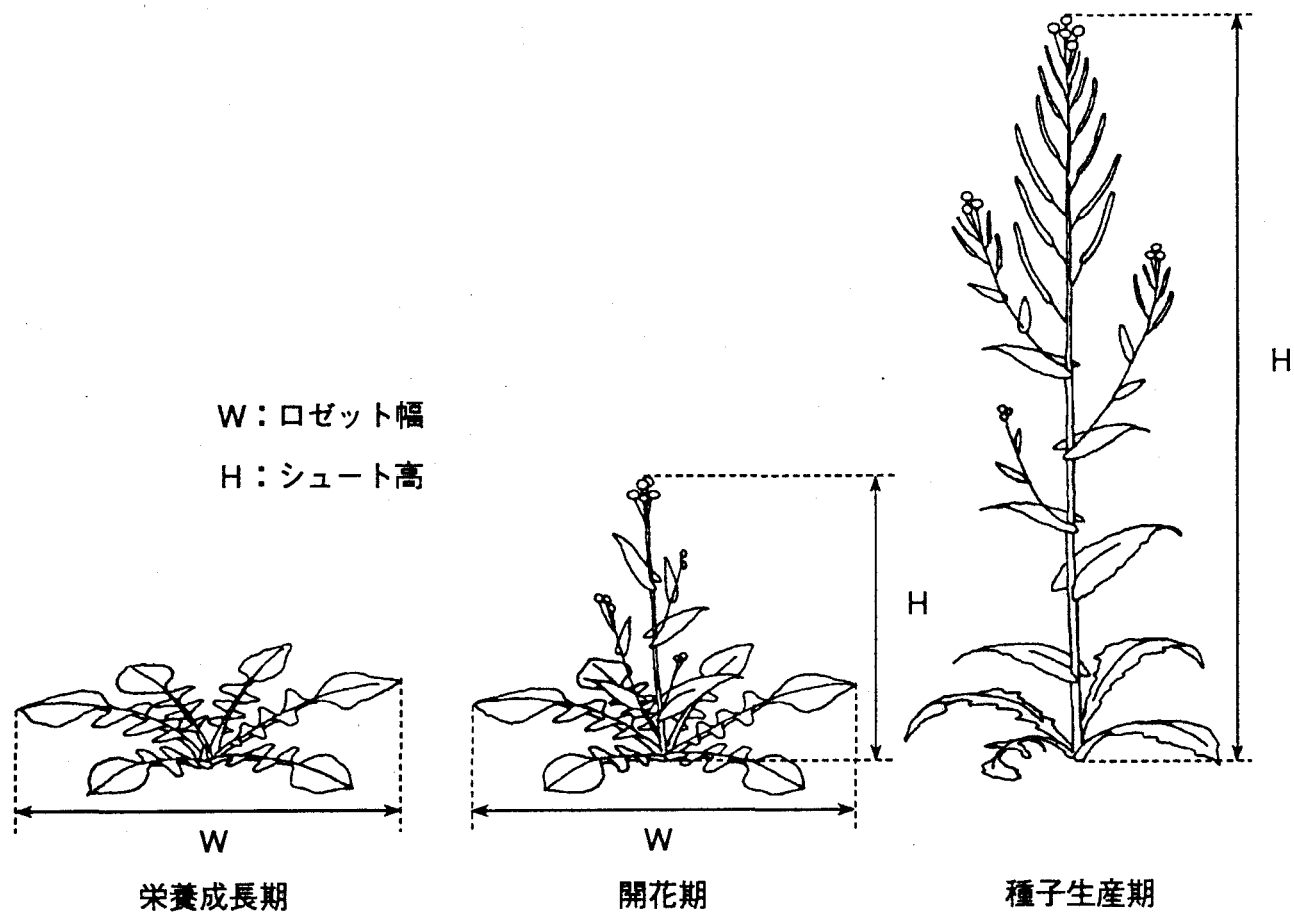


図2-1 アブラナ科植物の基本成長パターンと測定パラメータ

II. 主要な植食性昆虫

本実験で扱う主な植食性昆虫種は以下のとおりである。モンシロチョウ(*Pieris rapae* Linnaeus)、スジグロシロチョウ(*Pieris melete* Menetries)、コナガ(*Plutella xylostella* L.)、ヒロバコナガ(*Caunaca sera* Meyrick)、ヘリジロカラスノメイガ(*Evergestis holophaealis* Hampson)、ニホンカブラハバチ(*Athalia japonica* Klug)、カブラハバチ(*Athalia rosae ruficornis* Jakovlev)、セグロカブラハバチ(*Athalia infumata* Marlatt)、ダイコンハムシ(*Phaedon brassicae* Baly)、キスジノミハムシ(*Phyllotreta striolata* Fabricius)、ナガメ(*Eurydema rugosa* Motschulsky)。いずれもアブラナ科植物のみを利用するスペシャリストであり、アブラナ科蔬菜類の重要害虫として知られる種も多い。アブラナ科のスペシャリストは、アブラナ科植物のカラシ油配糖体を寄主植物探索や摂食、産卵などの刺激物質として利用することが知られる(David & Gardiner, 1966; Chew, 1988; Renwick, 1988)。

III. 調査地

本研究における野外調査と実験材料の採取は、標高約70mの京都盆地の平野部から標高約600mの北山山系にわたる桂, 京都大学, 修学院, 岩倉, 木野, 大原, 静原, 鞍馬, 貴船, 花背の10地点の調査地で行なった(図2-2)。調査地の多くは、鴨川の支流に沿って発達した小集落を中心とする人里であり、アブラナ科野生植物の群落は、休閒地や道端、林縁部、河川の氾濫原などの攪乱地でよくみられた。耕作地の一部では春と秋にダイコン、キャベツ、カブ、ハクサイなどのアブラナ科作物が作付されていた。1990～93年にかけて、後に各章の方法で詳述するが、各調査地内に野外調査のための調査区を適宜設定した。京都大学の実験圃場(図2-2, I)では、網目が1.6mmで一辺が180cmの立方体型の金属製網室(以下網室と略記する)を用い、半野外条件下で各種の操作実験を行なった。

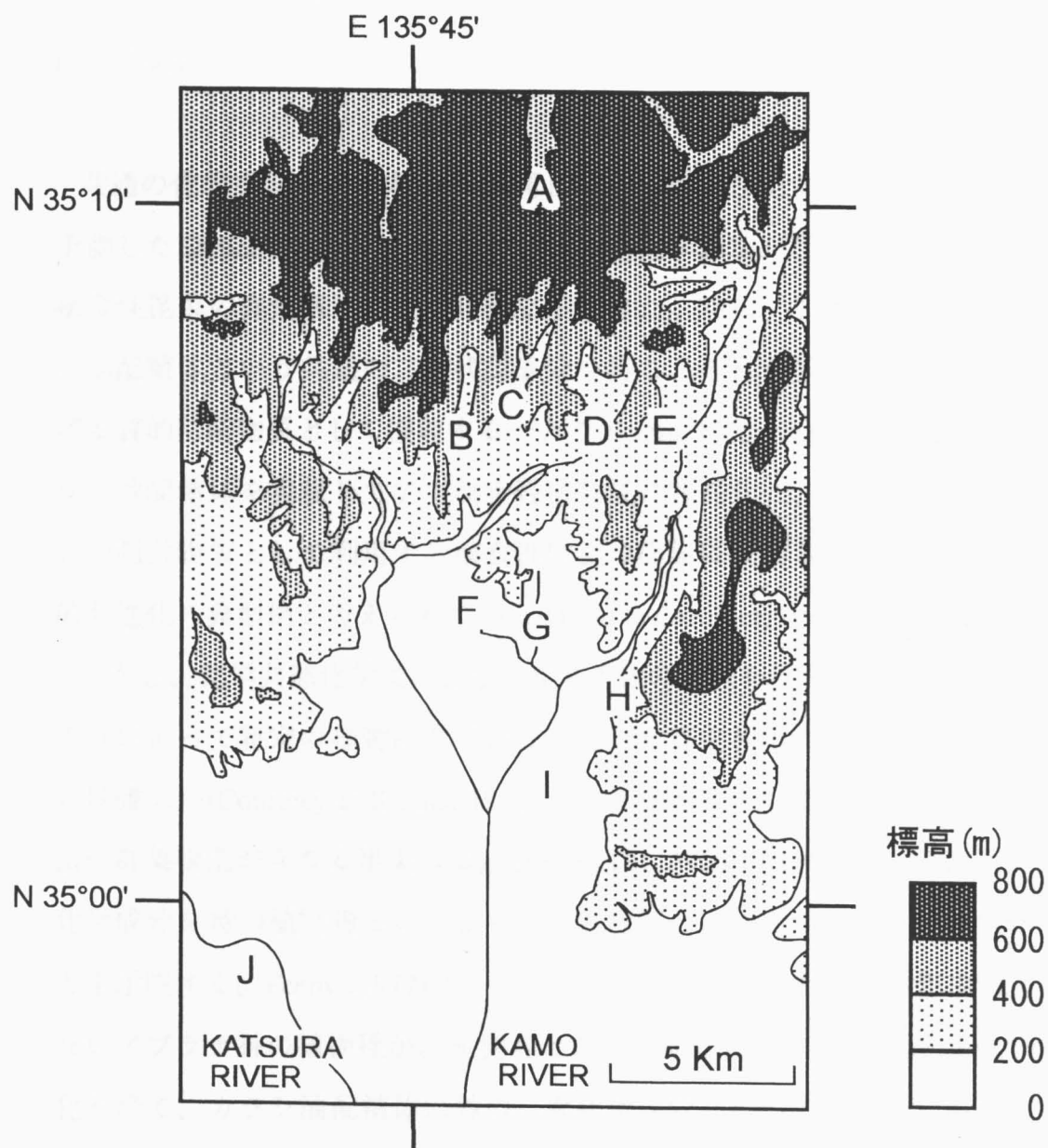


図2-2 調査地の概略図

A 花脊	F 木野
B 貴船	G 岩倉
C 鞍馬	H 修学院
D 静原	I 京都大学
E 大原	J 桂

第3章 アブラナ科植物の特性と植食性昆虫群集

1. はじめに

共通の化学成分を持つ植物群が同じような植食性昆虫種に利用されることを予測した Ehrlich と Raven (1964) の化学的共進化学説は、近縁な植物群を利用する植食性昆虫の群集構造の説明に役立ってきた。特に、アブラナ科植物群がカラシ油配糖体という共通の二次代謝成分を持ち、それが多くの植食者の利用を妨げる質的防衛物質として機能する一方で (Feeny, 1975; Rhoades & Cates, 1976)、カラシ油配糖体を克服してアブラナ科植物群に特殊化し、それを逆に寄主植物探索の刺激物質として利用する植食性昆虫の群集に利用されている事実は、化学的共進化の典型例と考えられている (David & Gardiner, 1966; Feeny, 1976, 1977)。

しかし、化学共進化学説は長期的な共進化の方向を予測した仮説であるため、それによって特定の植物群内における詳細な寄主利用のパターンを予測することは難しい (Courtney & Kibota, 1991)。近縁な植物群内でも植物種間で植食性昆虫の群集構造が異なる事実は (e.g. Strong et al., 1984; Berenbaum, 1990)、共通する化学成分を持つ植物種といえども、植物種ごとに何らかの特性の違いがあることを示唆する。Feeny (1977) は、アブラナ科に特殊化した植食性昆虫に食害されないアブラナ科の植物種が、植食者とのさらなる相互的 (reciprocal) な化学的共進化を経て、カラシ油配糖体以外の二次代謝成分を持つのではないかと推測したが、その具体的機構は不明である (Usher & Feeny, 1983)。

また近年の微量化学分析技術の向上を背景に、植食者の寄主植物利用を大きく左右すると思われる植物種の二次代謝成分の違いから、植物種ごとの植食者の群集構造を説明しようとする研究が相次いだが (e.g. Karban & Ricklefs, 1984; Edwards et al., 1986; Jones & Lawton, 1991)、その多くは十分な成果を挙げなかった。これは、餌としての植物の質的条件が、組織中の二次代謝成分ばかりでは

なく、植物組織の硬さや表面構造、窒素含有量などにも左右され(Crawley, 1983)、また植物の質的条件以外の代替要因も植食性昆虫の寄主利用に影響すること(Thompson, 1988)を考えれば当然ともいえる。

植物種ごとの植食性昆虫群集の決定要因を明らかにする研究は、植食性昆虫種が利用する植物種の記載を植物種ごとに集計して解析することから発展してきた(e.g. Strong et al., 1984)。広い分布域をもつ植物種は、より多くの植食性昆虫種に利用される機会を持つため、植物種の分布域の大きさが植物種ごとの植食者の群集構造の主要な決定要因とされてきた(Strong et al., 1984)。しかし、同地域内の植物を利用する植食者の群集構造を調べれば、植物自体の質的・構造的な諸特性が植食者の群集構造に与える影響を議論できると思われる(Kennedy & Southwood, 1984; Karban & Ricklefs, 1984; Leather, 1986)。

本章では、アブラナ科植物各種の質的条件を、複数種の植食性昆虫を用いた摂食実験を行ない、その寄主適合性を測定することによって相対的に評価した。また、アブラナ科植物種の多様なフェノロジーにも注目した。植食者の活動期に成長や繁殖の期間を同調させないフェノロジーを持つ植物種では、植食者の利用が制限され(e.g. Kinsman & Platt, 1984; Collinge & Louda, 1989)、それを利用する植食者の群集構造にも影響するだろう。餌としての質的条件とフェノロジーというアブラナ科植物資源の二つの特性から、植物種ごとの植食性昆虫の群集構造を説明するのが本章の目的である。

II. 方法

植物のフェノロジー

植食性昆虫の餌資源の量的変動という観点から10種のアブラナ科野生植物(2章参照)のフェノロジーを定量的に明らかにするため、1991年3-4月に京都市北山山系の計8地点に植物種ごとの調査区を設けた。植物種の分布はしばしば重

なったが、便宜上100個体以上を含む群落を調査区に選んだため、調査地点と調査区の面積は種ごとに異なった(表3-1)。タネツケバナとイヌガラシの生育場所は刈り取りや耕起などの人為攪乱が予想されたので、調査区を複数設け(5と6ヶ所ずつ)、合計したデータを用いて解析した。同年3～12月にかけて月1回ずつ、調査区内の全ての対象植物の発育段階と、ロゼット幅またはシュート高などの適当な測定パラメータ(図2-1、表3-1参照)を記録した。

調査区内の対象植物の現存量を推定するために、植物種ごとにサイズの様々な約30個体を調査区周辺で採取し、上記と同様の測定パラメータを記録した。そして、食葉性昆虫の利用可能な部位(以下可食部と略記する)である若～中齡葉を個体ごとに、B4からB7までの適当なサイズの紙袋に分け、30℃の恒温室内で1ヵ月乾燥させた。そして、その乾燥重量(以下乾重と略記する)を電子天秤で計測し、各発育段階にある植物体が種ごとに相似だという仮定に基づき、測定パラメータの3乗と個体ごとの可食部乾重との一次回帰をとった(表3-1)。得られた回帰式を用いて、調査区内の可食部乾重の総量を算出した。

餌としての植物の質的条件

各植物種の餌としての質的条件を相対的に評価するため、それらを餌とした場合のモンシロチョウ、スジグロシロチョウ、コナガ、ヒロバコナガ、ダイコンハムシ、カブラハバチ、ニホンカブラハバチの幼虫を用いて摂食実験を行ない、その寄主適合性を測定した。以上の7種の植食性昆虫はいずれもアブラナ科植物のスペシャリストで、個体数が多いことと、飼育法が確立されているという理由で選んだ。CからIのいずれかの調査地(図2-4参照)で各昆虫種の雌成虫を採取し、モンシロチョウとスジグロシロチョウは野外の網室に、他の5種は30 x 30 x 25cmのプラスチック製飼育容器に入れ、それらの中に置いた鉢植えのイヌガラシまたはダイコン(*Raphanus sativus* var. *hortensis* Backer)、キャベツ(*Brassica oleracea* var. *capitata* L.)に産卵させて卵を得た。

表3-1 植物の地上部乾燥重量(DW)の推定に用いた近似式

(植物種)	(調査区面積)	(成長型)*	(近似式)**
ナズナ	7.0m ² (岩倉)	R ($W < 10\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.068187W^3+17.958013$
		R ($W \geq 10\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.089191W^3-1.428899$
		S	$DW(\text{mg})=0.00297667H^3+160.50764$
タネツケバナ	3751m ² (岩倉, 木野)	R	$DW(\text{mg})=0.048154W^3+35.743255$
		S	$DW(\text{mg})=0.007414H^3+5.357738$
シロイヌナズナ	2.4m ² (修学院)	R	$DW(\text{mg})=0.242654W^3+4.48761$
		S	$DW(\text{mg})=0.00716H^3+8.000967$
セイヨウカラシナ	7.2m ² (桂)	R	$DW(\text{mg})=0.064163W^3+41.789711$
		S	$DW(\text{mg})=0.00108393H^3+202.706166$
オハタネツケバナ	6.8m ² (静原)	R ($W < 10\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.069084W^3+7.744752$
		R ($W \geq 10\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.00969W^3+108.137102$
		S ($H < 19\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.010219H^3+12.343442$
		S ($H \geq 19\text{cm}$)	$DW(\text{mg})=0.003434H^3+147.622146$
ヒロハコンロンソウ	1.7m ² (花背)	S	$DW(\text{mg})=0.00481436H^3+107.394076$
ワサビ	1.1m ² (鞍馬)	L	$DW(\text{mg})=0.184961L^3+36.255524$
		S	$DW(\text{mg})=0.00026199H^3+35.915085$
スズシロソウ	3.2m ² (貴船)	R	$DW(\text{mg})=0.119954W^3+44.075312$
		ST	$DW(\text{mg})=1.23076H+6.514775$
		S	$DW(\text{mg})=1.442184H+1.771493$
ハクサンハタザオ	1.9m ² (静原)	R	$DW(\text{mg})=0.061152W^3+11.063964$
		S	$DW(\text{mg})=0.000532039H^3+10.220959$
イヌカラシ	180m ² (木野, 岩倉, 修学院)	R	$DW(\text{mg})=0.06339W^3+80.968964$
		S	$DW(\text{mg})=0.010673H^3+245.610211$

* R(ロゼット), S(花茎), ST(走出枝), L(葉)

** W(ロゼット幅: cm), H(花茎高または走出枝長: cm), L(葉長: cm)

孵化後24時間内の一齢幼虫をモンシロチョウとスジグロシロチョウについては2頭、他の5種については3頭ずつ200ml容積の透明プラスチック容器に入れ、調査区付近で採取した各植物種の未食害葉を選んで、十分に与えた。葉柄の切り口は水で濡らした脱脂綿で包み、葉は2-3日ごとに交換した。プラスチック容器は16時間日長25℃の恒温条件下に置き、植食性昆虫の孵化から蛹化までの生存数と発育日数を記録した。ダイコンハムシは羽化日の特定が困難だったので、成虫出現までの生存率のみを記録した。実験は、1991年6-10月にかけて行ない、植物種と昆虫種の各組み合わせについて30以上の反復をとった。夏に種子休眠中で地上部のない一年草のナズナ、タネツケバナ、シロイヌナズナ、セイヨウカラシナの4種については、種子を30℃条件に1カ月置いて休眠を解除して発芽させ、それを植物育成用ライトで十分な光をあてた16時間日長25℃の恒温条件下で栽培し、葉を実験に用いた。

植食性昆虫の食性の分類

アブラナ科植物を利用する植食性昆虫を、食性幅によって以下の3つのカテゴリーに分けた。アブラナ科以外にも寄主植物を持つ種を「ジェネラリスト」、アブラナ科内の複数属を利用する種を「アブラナ科ジェネラリスト」、アブラナ科内の特定属だけを利用する種を「寄主植物スペシャリスト」とした(井上ら, 1959; 中根ら, 1963; 朝比奈ら, 1965; 林ら, 1984; 山本ら, 1987; 井上ら, 1982; 木元・滝沢, 1994を参照)。「アブラナ科ジェネラリスト」と「寄主植物スペシャリスト」がアブラナ科のスペシャリストである。

植食性昆虫の種数・総個体数・スペシャリスト比率・多様度

各植物上の植食性昆虫の群集構造を調べるため、各植物の調査区の周辺で対象植物を手当たり次第に抽出し、2時間ずつの調査を行なった。植物上でみられた植物を摂食する発育段階にある全ての植食性昆虫の種数と、無性生殖で個

体数を増やすアブラムシ類を除く種の個体数を記録した。潜葉性と虫えい食性の植食者も植物体の外部から確認して記録した。幼虫の種名が同定できない場合には、実験室に持ち帰って成虫になるまで飼育した後に同定した。植物を摂食していた確証が持てない昆虫種の場合には、発見時の植物葉とともに実験室に持ち帰り、前述の摂食実験と同条件下で48時間放置した後、葉の食痕の有無を確認して判断した。なお、昆虫類以外の植食者はほとんど観察されなかったので無視した。調査は、1991年の4月、6月、8月、10月に行なった。アブラナ科植物の個体サイズは種間・季節間で大きく異なるため、調査個体数は163から2035にわたった。

調査時間内に各植物種上でみられた植食性昆虫の総種数を「種数」とした。また、個体サイズの異なる植物間で植食者密度を大雑把に比較するために、各植物種上の植食性昆虫の総個体数を可食部乾重100g当たりの密度に換算して「総個体数」とした。

次に、先の食性幅のカテゴリーごとの植食性昆虫の比率を調査時点ごとに種数(各カテゴリーの植食者の種数/全種数)と個体数(各カテゴリーの植食者の個体数/総個体数)で計算し、さらに後述する植物のフェノロジーのタイプごとに平均して示した。また、群集の複雑さの指標として用いられるSimpsonの多様度指数の逆数(Peet, 1974)を用いて、調査時点ごとに植食性昆虫の群集構造の複雑さを示した。

III. 結果

1. 植食性昆虫にとってのアブラナ科植物の特性

(1) 植物のフェノロジー

調査した10種の植物を季節的資源量変動パターンであるフェノロジーの違い

で分類すると、4タイプに分けることができた(図3-1)。これを便宜的にA, B, C, Dの4タイプとすると、早春に花茎を伸長して開花・種子生産した後、初夏までに枯死する一年草をAタイプとした。これらの種子は秋に発芽・成長してロゼットを形成して越冬した。ナズナ、タネツケバナ、シロイヌナズナ、セイヨウカラシナがこのタイプに属した。したがって、Aタイプの植物は、植食性昆虫の活発な夏期に、食物資源としての断点を持つ。

次に、晩春から花茎を伸長して開花・種子生産した後、初夏には大部分の個体が食い尽くされるように地上部を失う多年草をBタイプとした。秋には実生と地下系から新葉が展開し、ロゼットを形成して越冬した。オオバタネツケバナとヒロハコンロンソウがこのタイプに属した。Bタイプのフェノロジーも、夏期に食物資源としての不完全な断点を持つ。

次に、早春に花茎を伸長して開花し、初夏までに種子生産を完了した後も地上部が一年中存在する多年草をCタイプとした。Cタイプの植物種の個体群は専ら栄養繁殖で維持され、走出枝または地下系から成長したロゼットが越冬した。春先に展開した葉が晩秋まで長く維持されるのも特徴である。ワサビ、スズシロソウ、ハクサンハタザオがこのタイプに属した。したがって、Cタイプの植物は植食性昆虫にとって連続的な食物資源である。

最後に、春から初冬にかけて1-2カ月周期で花茎を更新して開花と種子生産を繰り返した後、ロゼットで越冬する多年草をDタイプとした。イヌガラシがこれに相当する。イヌガラシの生育場所はしばしば刈り取りや耕起などの人為的攪乱を受け、個々の調査区内で資源量は変動したが、全体では年間を通じてほぼ一定だった。Dタイプのイヌガラシも植食性昆虫にとって連続的な食物資源である。

(2) 餌としての植物の質的条件

各植物種の餌としての質的条件を植食性昆虫の生存率と発育日数によって相

調査区内可食部総乾燥重量(g)

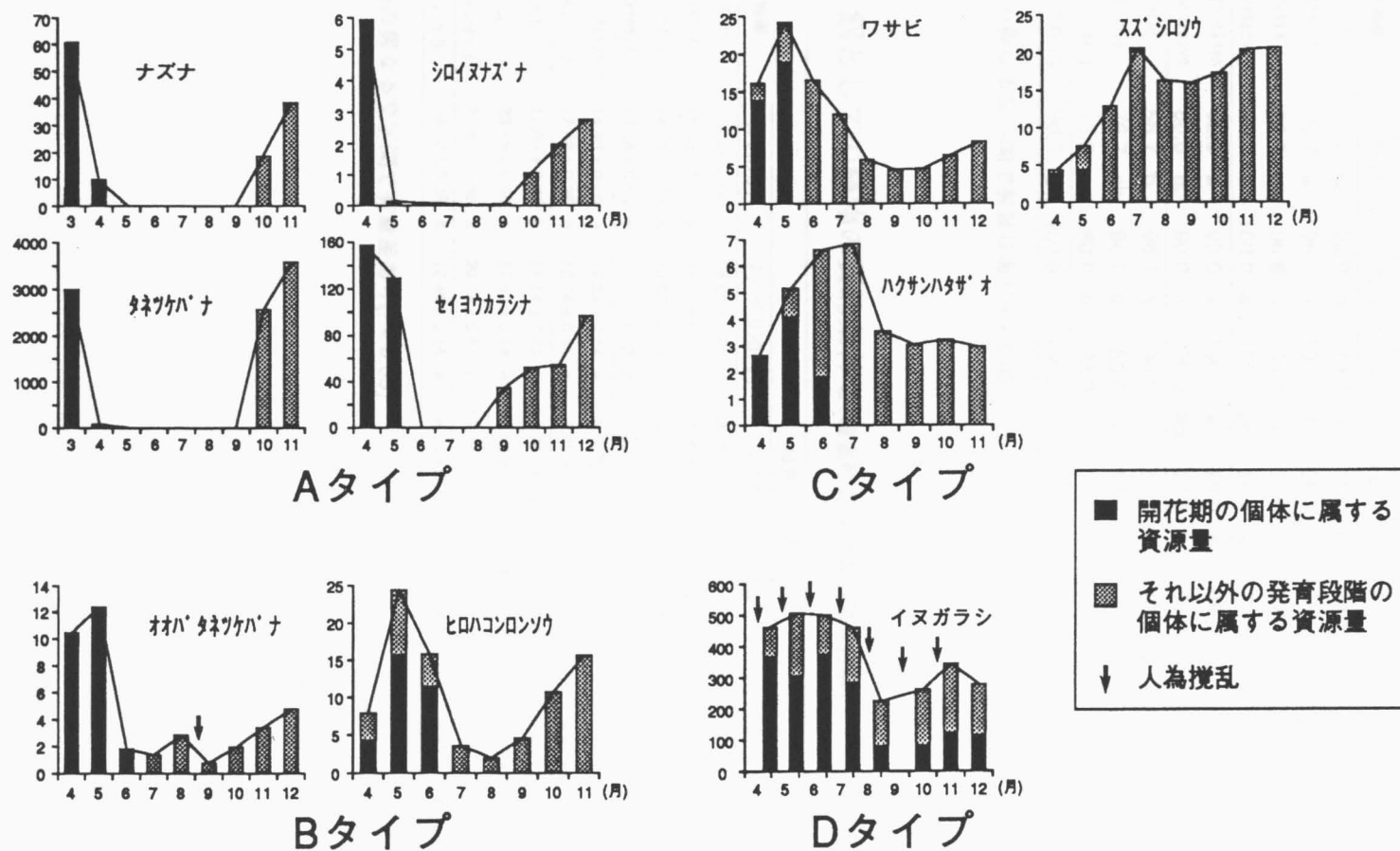


図3-1植食性昆虫の餌としてのアブラナ科野生植物のフェノロジー

表3-2 餌としての植物の質的条件1 (植食性昆虫幼虫の生存率)

		植食性昆虫種								(平均)	
植物種		モンシロチョウ	スジ'グ'ロシロチョウ	コナガ	ヒロハ'コナガ'	ダ'イコンハムシ	カ'ラハ'チ	ニホ'カ'ラハ'チ			
A	ナズナ	0 c	20.0 b	73.3 b	10.0 c	72.2 ab	0 d	6.7 c	26.0		
	オシロイバナ	96.7 a	96.7 a	100.0 a	98.3 a	90.0 a	100.0 a	69.0 ab	93.0		
	シロイヌナ	93.3 a	96.6 a	96.7 ab	95.0 a	83.3 ab	53.3 c	63.3 ab	83.1		
	セイヨウカラシナ	96.7 a	100.0 a	96.7 ab	96.7 a	73.3 ab	100.0 a	55.2 b	88.4		
B	オシロイバナ	92.9 a	90.0 a	100.0 a	90.0 ab	86.7 ab	100.0 a	73.3 ab	90.4		
	ヒロハコンソウ	80.0 ab	90.0 a	90.0 ab	67.8 b	80.0 ab	96.7 ab	72.4 ab	82.4		
C	ワサビ	56.7 b	96.7 a	30.0 c	56.7 b	10.0 c	90.0 ab	66.7 ab	58.1		
	ス'シロ'ナ	76.7 ab	86.7 a	80.0 ab	13.3 c	0 c	67.7 bc	90.0 a	59.2		
	ハクサンハサ'オ	10.0 c	80.0 a	23.3 c	11.7 c	13.3 c	0 d	0 c	19.8		
D	イヌガラシ	90.0 a	100.0 a	100.0 a	83.3 ab	53.3 b	93.3 ab	90.0 a	87.1		

縦方向の異なる文字間で有意差あり(P<0.05)

表3-3 餌としての植物の質的条件2 (植食性昆虫幼虫の発育日数)

植物種	植食性昆虫種					
	モンシロチョウ	スジク'ロシロチョウ	コナガ	ヒロハ'コナガ'	カ'ラハ'チ	ニホ'カ'ラハ'チ
A	ナズナ	16.67 ± 0.21 d	9.95 ± 0.25 c	16.00 ± 0.58 d	22.00 ± 4.00 e	
	オシロイバナ	13.66 ± 0.13 a	14.00 ± 0.11 b	8.00 ± 0.12 a	8.39 ± 0.14 a	12.50 ± 0.24 ab
	シロイヌナ	14.18 ± 0.07 a	16.07 ± 0.26 cd	10.45 ± 0.20 cd	10.27 ± 0.17 b	10.13 ± 0.24 b
	セイヨウカラシナ	13.48 ± 0.09 a	15.57 ± 0.22 c	9.00 ± 0.17 b	8.80 ± 0.10 a	9.20 ± 0.11 a
B	オシロイバナ	14.48 ± 0.26 a	12.33 ± 0.14 a	8.66 ± 0.19 b	8.85 ± 0.12 a	8.87 ± 0.09 a
	ヒロハコンソウ	17.48 ± 0.35 b	12.74 ± 0.14 a	9.85 ± 0.22 c	10.48 ± 0.33 b	9.93 ± 0.15 b
C	ワサビ	17.06 ± 0.75 b	14.14 ± 0.19 b	10.78 ± 0.52 d	12.41 ± 0.57 c	10.93 ± 0.36 c
	ス'シロ'ナ	23.48 ± 0.65 c	17.62 ± 0.18 e	10.92 ± 0.27 d	18.50 ± 0.87 e	17.38 ± 0.42 d
	ハクサンハサリ	31.67 ± 0.88 d	20.13 ± 0.67 f	13.71 ± 0.64 e	データなし	
D	イヌガラシ	13.10 ± 0.35 a	12.46 ± 0.16 a	8.73 ± 0.16 b	8.48 ± 0.15 a	8.82 ± 0.09 a

縦方向の異なる文字間で有意差あり(P<0.05)

対的に評価した結果、どの植食性昆虫種に対しても、Cタイプの植物とAタイプのナズナの質的条件が悪く、それ以外の植物は良いという一貫した傾向がみられた(表3-2, 3-3)。

2. アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の群集構造

(1) 植食性昆虫の食性の分類

調査期間中には54種の植食性昆虫が採集できた。各種はその食性幅によって、アブラナ科内の特定属だけを利用する寄主植物スペシャリスト、アブラナ科内の複数属を利用するアブラナ科ジェネラリスト、アブラナ科以外にも寄主を持つジェネラリストの3つのカテゴリーに分けることができた(図3-2)。未同定種のほとんどはジェネラリストと考えられるため、それらとともに集計した。この食性幅のカテゴリーは目や属という植食性昆虫種の分類学的な関係とほとんど対応しなかった。内部寄生者や固着性の植食者はごく僅かで、ほとんどが自由生活を送る外部摂食者だった。

(2) 植食性昆虫の種数

各植物種上でみられた植食性昆虫の種数を春(4月)、夏期(6月、8月)、秋(10月)の3つに分けて傾向を探った。夏期に資源の全く存在しないAタイプを除けば、全般に夏期に種数が増える傾向がみられた。タイプ別にみると、Aタイプは年間の平均種数が5.0、Cタイプでは6.3と少なく、特に後者は1年中地上部を維持するにも関わらず、種数が一貫して少なかった。これに対し、Bタイプでは18.5種、Dタイプでは20種と種数が多かったが、前者の夏期の種数は、種子生産後に枯れつつある花茎や、夏枯れしないフェノロジーの変異を持つ一部の例外的な個体上のデータである。それらはBタイプでありながら、フェノロジーに断点を持たない植物個体である(図3-3)。

図3-2 アブラナ科を利用する植食性昆虫の食性幅

寄主植物スペシャリスト：アブラナ科内の
の特定植物属(括弧内)だけを利用する種

<i>Phyllotreta chujoe</i> Madar	(Cardamine)
<i>Phyllotreta rectilineata</i> Chen	(Cardamine)
<i>Psylliodes subrugosa</i> Jacoby	(Cardamine)
<i>Athalia japonica</i> Klug	(Cardamine)
<i>Diptera</i> sp.**	(Cardamine)
<i>Evergestis holophaealis</i> Hampson	(Wasabia)
<i>Pieris napi</i> L.	(Arabis)
<i>Phyllotreta shirahatai</i> Madar	(Arabis)
<i>Caunaca</i> sp.	(Arabis)
<i>Phyllotreta striolata</i> Fabricius	(Rorippa)
<i>Caunaca sera</i> Meyrick	(Rorippa)

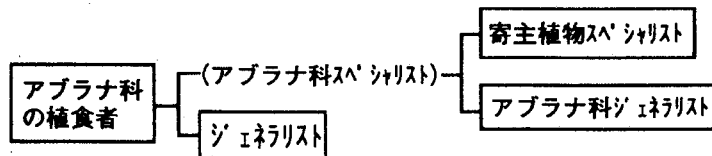
アブラナ科ジェネラリスト：

アブラナ科内の複数属を利用する種

<i>Pieris rapae</i> L.
<i>Pieris melete</i> Menetries
<i>Plutella xylostella</i> L.
<i>Evergestis forficalis</i> L.
<i>Phaedon brassicae</i> Baly
<i>Ceutorhynchus ibukianus</i> Hustache
<i>Ceuthorhynchidius albosuturalis</i> Roelofs
<i>Athalia rosae ruficornis</i> Jakovlev
<i>Athalia infumata</i> Marlatt
<i>Eurydema rugosa</i> Motschulsky
<i>Eurydema pulchrum</i> Westwood
<i>Brevicoryne brassicae</i> L.
<i>Lipaphis erysimi</i> Kaltenbach

ジェネラリスト(G)：アブラナ科以外にも
寄主植物を持つ種、及び不明種(U)

<i>Xanthorhoe saturata</i> Guenee	(G)
<i>Scopula nigropunctata</i> Hufnagel	(G)
<i>Lymantria dispar</i> L.	(G)
<i>Sarcopolia iloba</i> Butler	(G)
<i>Monolepta dichoa</i> Harold	(G)
<i>Tenthredinidae</i> sp.1	(G)
<i>Phytomyza horticola</i> Goureau**	(G)
<i>Syrphidae</i> sp.	(G)
<i>Metrioptera hime</i> Furukawa	(G)
<i>Atractomorpha lata</i> Motshulsky	(G)
<i>Paradodisma</i> sp.	(G)
<i>Geometroidae</i> spp.	(U)
<i>Noctuidae</i> spp.	(U)
<i>Lepidoptera</i> sp.	(U)
<i>Ceuthorhynchidius</i> sp.	(U)
<i>Tenthredinidae</i> sp.2	(U)
<i>Agromyzidae</i> spp.	(U)
<i>Amiota</i> sp.**	(U)
<i>Tipulidae</i> sp.	(U)
<i>Anthocoridae</i> spp.	(U)
<i>Homoptera</i> sp.	(U)
<i>Heteroptera</i> spp.	(U)
<i>Aphididae</i> spp.	(U)
(**印は内食者)	



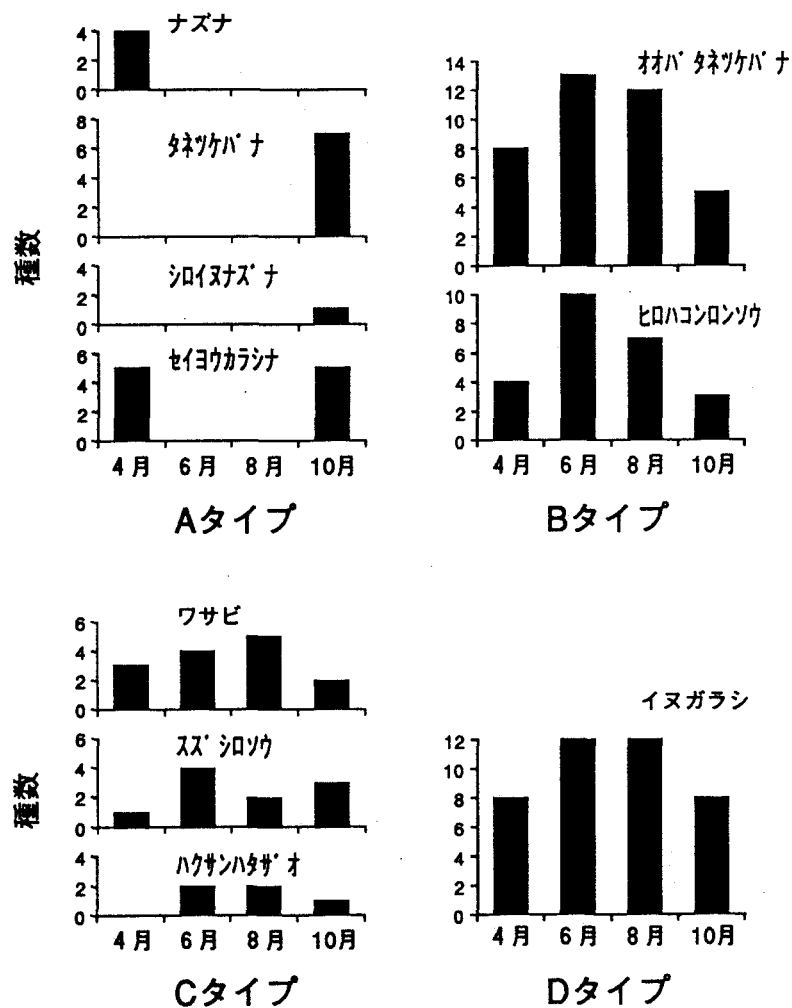


図3-3 各植物上の植食性昆虫の種数

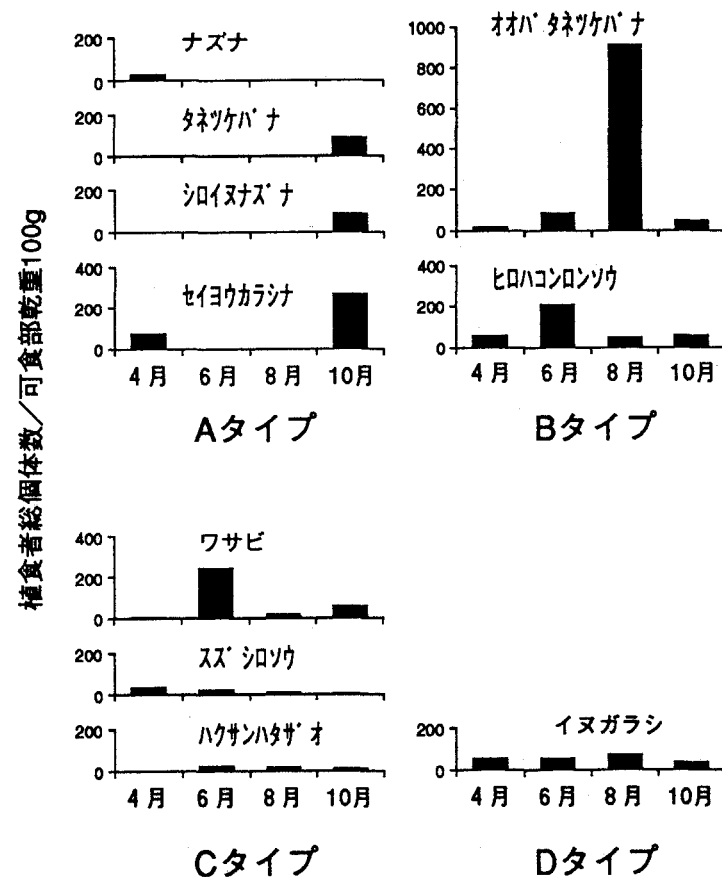


図3-4 各植物上の植食性昆虫総個体数

(3) 植食性昆虫の総個体数

植食者の総個体数では、夏期のBタイプが飛び抜けて多かった。しかし、Bタイプの大部分の個体が地上部を展開する春と秋には、総個体数は小さくなっていた。一方、Dタイプのイヌガラシは、利用種数が最も多かったにも関わらず総個体数は一定して少なかったのが特徴である(図3-4)。

(4) スペシャリストの比率

食性幅のカテゴリーごとの植食性昆虫の比率を種数と個体数の両方で示した(図3-5)。全体的に見て、食性幅の狭いカテゴリーの植食者ほど、群集中の比率が大きい傾向がみられた。寄主植物スペシャリストは最も大きな比率を占め、特にBとCタイプでその割合が高かった。寄主植物スペシャリストとアブラナ科ジェネラリストを合計したアブラナ科のスペシャリストは、アブラナ科を利用する植食者群集の大部分を占めていた。

(5) 植食性昆虫群集の多様度

群集の複雑さを示す多様度指数は、Dタイプ上の植食者群集で平均4.060、夏期のBタイプでは平均4.206と高く、群集構造が複雑だった。これは、植食性昆虫の種数の多さと各種に比較的に均等な個体数のためである。一方、Cタイプ上の植食者群集で平均1.719、春と秋のBタイプでは1.788と多様度指数が低く、群集構造が単純だったのは、種数の少なさと特定の寄主植物スペシャリストに偏った個体数のためである(表3-4)。

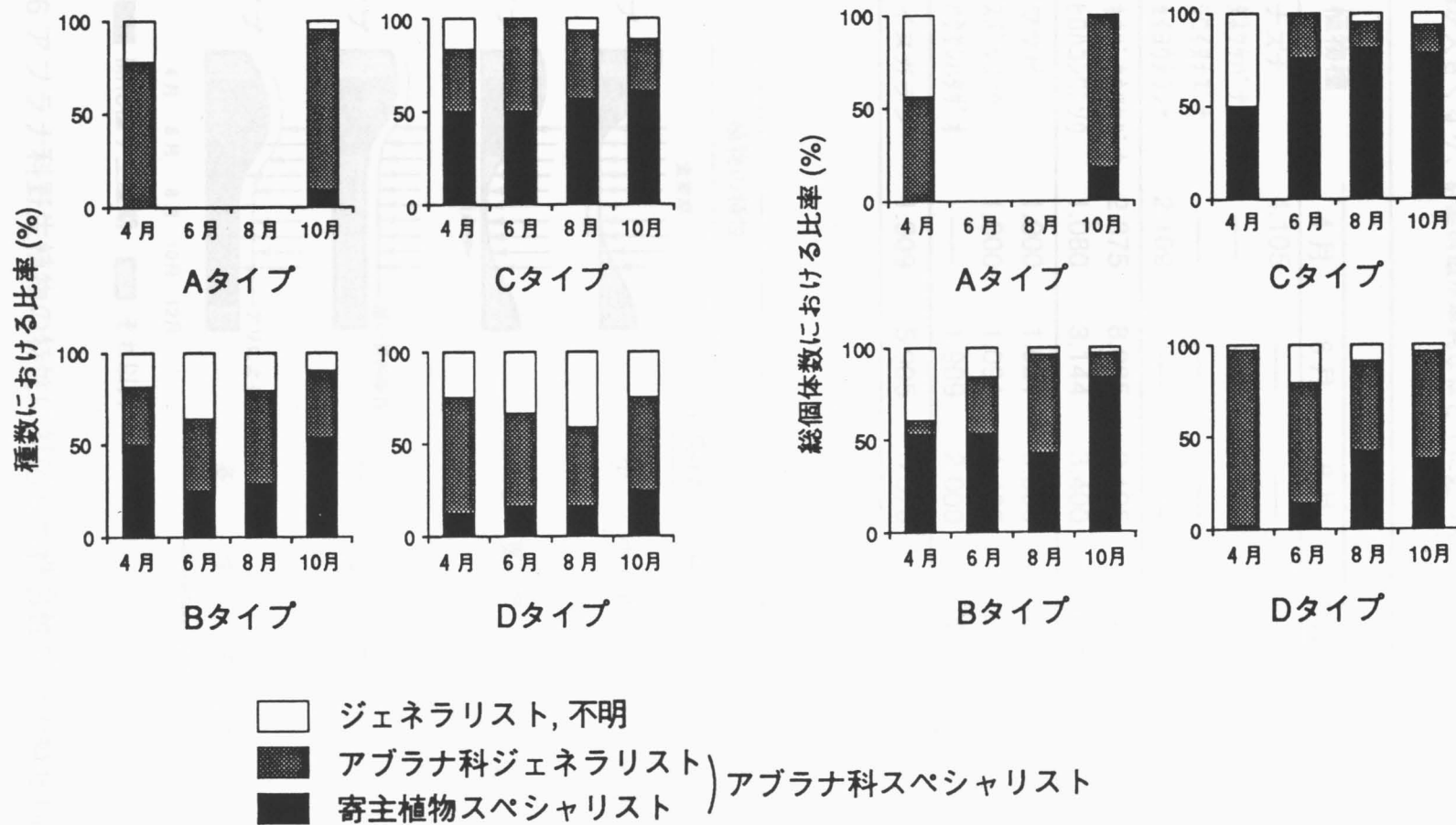


図3-5 植食性昆虫群集中のスペシャリストの比率 (種数：左、総個体数：右)

表3-4 植食性昆虫群集の種多様度 (Simpsonの多様度指数)

表中の数値は $1 / \{ \sum ni (ni-1) / N(N-1) \}$ で与えられる。Nは群集中の植食性昆虫の総種数、niは種iの個体数を示す。群集構造が複雑なほど数値が大きくなり、群集構造が単純なほど1に近づく。

植物種	季節			
	4月	6月	8月	10月
A	ナズナ	4.105	—	—
	タネツクバナ	—	—	3.989
	シロイヌナズナ	—	—	1.000
	セイヨウカラシナ	2.109	—	1.140
B	オオバタネツクバナ	2.375	8.085	2.195
	ヒロハコンロンソウ	1.080	3.144	3.400
C	ワサビ	1.000	1.021	3.500
	スズシロソウ	1.000	1.091	1.400
	ハクサンハタザオ	—	1.909	2.000
D	イヌガラシ	1.909	5.905	5.570
		2.855		

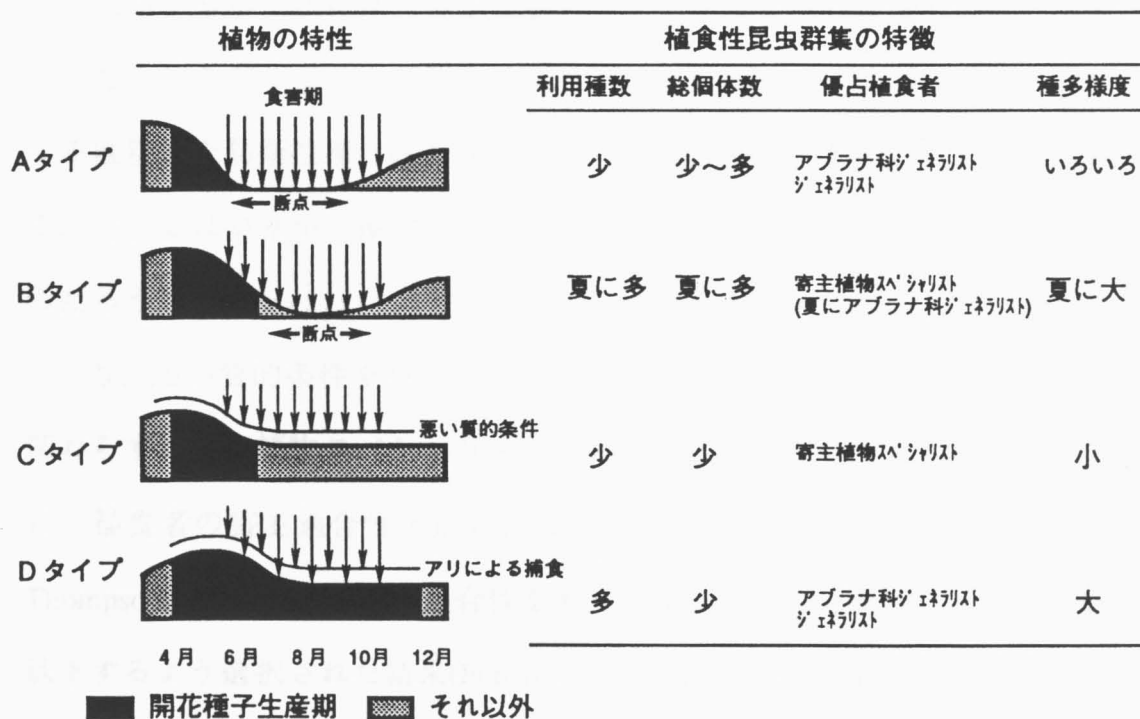


図3-6 アブラナ科野生植物の特性に対応した植食性昆虫の群集構造

IV. 考察

アブラナ科野生植物上の植食性昆虫の群集構造は、フェノロジーと質的条件という各植物種の実物資源としての特性によく対応していた(図3-6)。Aタイプの植物は、ナズナを除いて質的条件が良いにも関わらず、早春にすでに生育期を終えるので植食者にはあまり利用されなかった。これらを利用するのは、たまたま植物と世代が重なったと思われるアブラナ科ジェネラリストやジェネラリストだけだった。なお、ナズナの悪い質的条件は、植食者の産卵や摂食を阻害する物質の存在(Renwick, 1988)によって至近的に説明されるが、これらの物質は防衛以外の生理的な理由によって存在すると思われる。

Bタイプの植物も質的条件は良いが、大部分の植物個体は夏枯れによって地上部を失うため、夏期の植食者の利用を回避していると思われた。植物が地上部を展開する春と秋には、寄主植物スペシャリスト以外にはあまり利用されなかった。したがって、AとBタイプの夏枯れするフェノロジーは、食害を回避する直接的な防衛機構とみなせた。これらの植物のフェノロジーは夏期の食害を回避するばかりか、植食性昆虫の増殖を中断してその個体群密度を低下させるだろう。

一方、悪い質的条件を持つCタイプの植物は、地上部を一年中維持するにも関わらず、寄主植物スペシャリスト以外にはほとんど利用されなかった。一般に、植食者の寄主適合性と選好性はよく相関するので(Service, 1984; Via, 1986; Thompson, 1988)、低い寄主適合性をもたらすCタイプの植物に対する選好性が低下するよう選択された結果(Futuyma, 1983; Thompson & Pellmyr, 1991)、植物上の群集が貧困になっているのだろう。質的条件の評価に用いた7種の植食者が全てアブラナ科のスペシャリストだったことから、Cタイプの悪い質的条件は、不特定多数種の植食者に有効なカラシ油配糖体とは別の化学防衛物質に裏付け

られると思われる(5章参照)。

以上のように、夏枯れするフェノロジーか悪い質的条件という植食者の利用を妨げる直接的な防衛機構を持つ植物は植食者にあまり利用されず、特にBとCタイプの植物上では、それぞれの寄主植物スペシャリストが優占する単純な群集構造がみられた。これと対照的に、たまたま夏に残ったBタイプの植物個体とDタイプのイヌガラシは、上記の直接的な防衛機構を持たない植物とみなせる。これらの植物は多くの植食性昆虫種に利用され、アブラナ科ジェネラリストやジェネラリストの比率の高い複雑な群集構造がみられた。植食者から見ると、これらの植物だけがフェノロジーで食害を回避していない良質の資源であり、夏場を食いつなぐまたとない餌となるためだろう。さらに、夏に残ったBタイプの植物個体では、植食者の総個体数が多かったのに対し、イヌガラシでは他のタイプの植物種と同程度に低かった。これは、植物と植食者の二者間の相互作用だけでは説明が難しく、捕食者などによる植食者の密度の制御を示唆する(Hairston et al., 1960)。

アブラナ科植物を利用する植食性昆虫群集では、より食性幅の狭いカテゴリーの植食者が群集中での種数と個体数の比率が高かった。この事実は、アブラナ科植物により特殊化した植食者が、高い植物の利用能力を持つというトレードオフの存在を示唆する。最も食性幅の狭い寄主植物スペシャリストの比率がBとCタイプの植物上の群集中で高いのは、これらの植物が直接的な防衛機構を持つことと、植食性昆虫と接する季節が長いため、植食者による対抗進化の機会が大きいことが一因と思われる。そして、群集中の寄主植物スペシャリストの比率の違いが、群集構造の複雑さを大きく左右していたので、アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の群集構造は、まさに両者の相互作用の産物といえ

る。もちろん群集構造の細部を説明するためには、植物と植食者の歴史的な遭遇期間(Strong et al., 1984)、天敵の捕食圧(Bernays & Graham, 1988; Ohsaki & Sato, 1994)や干渉型の種間競争(Hunter, 1992; Kuno, 1992)などの本章で取り上げなかった代替要因を考慮する必要があるだろう。しかし、群集構造の大きな枠組みはフェノロジーと質的条件という2つの植物特性に、植食者が個別に対応することによって形成されていると考えられた。以降の章では、植食性昆虫の利用を妨げるアブラナ科植物の特性を食害防衛機構という観点から具体的に議論する。

第4章 植物の物理的な誘導防衛機構

1. はじめに

植食者の食害を妨げる植物の特性は、食害前から活性化されている構成的な性質と食害後に活性化される誘導反応に大別できる(Levin, 1976)。後者は食害に対する反応であるため、食害防衛機構としての適応的意義が特に強調されてきた(Carol & Hoffman, 1980; Baldwin & Schultz, 1983)。植物の誘導反応には、組織内の化学的変化によってもたらされる質的条件の劣化(Carol & Hoffman, 1980; Baldwin, 1988)がよく知られるが、組織の壊死や器官離脱(Shapiro & DeVay, 1987; Williams & Whitham, 1986)、さらには刺、針、毛などの植物体の表面構造が物理的に変化する例(Myers & Bazely, 1990)も報告されている。

誘導反応には、組織の損失に伴う不可避的な変化と(Bryant et al., 1983; Bazzaz et al., 1987)、防衛機構への積極的な投資の結果とみなせる反応とがある(Karban & Myers, 1989)。後者を判別するためには、特定の植食者の食害や刺激に対してだけ表現型の変化が誘導されることや、変化を誘導するために適応度コストがかかることを実証することが有力な証拠となる(e.g. Karban & Myers, 1989)。このように、食害を受けてから適応度コストを払って変化を誘導し、食害による大幅な適応度の損失を防ぐ機構は、食害されない時に防衛のコストを節約できる合理的な防衛機構と考えられる(e.g. Karban & Myers, 1989; Baldwin et al., 1990; Karban, 1993)。ところが、防衛の誘導にかかる適応度コストが繁殖パラメータの低下などによって検出された例はほとんどなく(e.g. Brown, 1988; Simms & Rausher, 1987, 1989; Karban, 1993 but see Baldwin et al., 1990)、その実証が求めら

れている。

Karban と Myers (1989)による定義を用いれば、1)食害によって植物の表現型が変化する場合が誘導反応、2)変化した表現型が植食者の選好性や寄主適合性を低下させる場合が誘導抵抗性、3)その結果植物の適応度が増加する場合が誘導防衛とみなされる。この定義に従えば、誘導反応が抵抗性を持つことが実証された例はあるものの(e.g. Benz, 1977; Haukioja & Niemela, 1977; Rhoades, 1979)、それが誘導防衛となることが実証された例はいまだにない(e.g. Rausher et al., 1993; Karban, 1993)。誘導反応による防衛効果は、変化の開始時間と持続時間、変化の及ぶ植物組織の範囲、防衛の対象となる植食者の定着性や寿命などの諸要因に左右されるため(e.g. Karban & Myers, 1989)、その検証は困難な場合が多いだろう。

オオバタネツケバナは、初夏に種子を生産して地上部が枯死するフェノロジーを持ち、夏期の植食性昆虫による食害を効果的に回避している植物で、3章の分類に従うとBタイプのフェノロジーをもつ。しかし、初夏の種子生産期には植食者の密度が急増し、オオバタネツケバナは激しく食害される。枯死直前の葉などは食害されても植物の適応度に影響しないので、植物はその防衛にあまり投資しないと考えられるが(e.g. Berryman, 1988)、長角果などの繁殖器官はどのように防衛されているのだろうか。本章では、オオバタネツケバナの長角果の果皮の物理的特性が、種子食者の食い付きに対する即時的な誘導防衛機構として機能しうることを実証し、その理論的根拠を示す。

II. 材料・方法

オオバタネツケバナ

夏枯れするフェノロジーを持ち、3章の分類に従うとBタイプに属する。晩春から全個体が花茎を伸長して開花し、初夏には葉の大部分が枯死と食害によって消失し、花茎上の花序が種子を生産する。秋には実生と地下系から新葉が展開し、ロゼットを形成して越冬する(3章)。花は自家和合性で花蜜を生産しないが、受粉すると硬い果皮を持つ長角果が成熟する。隔壁で仕切られる長角果の片面は一心皮(果皮)と一室からなる。室内の種子が完熟すると、果皮は長角果の先端へ巻きながら弾け、種子は散布される。長角果は花序の下方から順に成熟して弾けるが、完熟した長角果より上位のいくつかの未熟長角果の果皮は、大型の植食性昆虫が上を歩いたり、果皮を食い付くなどの物理刺激を与えると同時に弾ける。さらに上位の果皮は、いかなる物理刺激を受けても弾かない(図4-1)。

ニホンカブラハバチ

タネツケバナ(*Cardamine*)属を主に利用し、寄主植物の展葉期である春と秋に同調して出現する年2化の生活環を持つ(Nagasaka, 1991; 1992)。幼虫は食葉性だが、葉がなくなると長角果も食害する。雄は4齢、雌は5齢まで植物を摂食して成長する(Nagasaka, 1991)。

オオバタネツケバナのフェノロジーと植食性昆虫の消長

オオバタネツケバナを利用する植食性昆虫の消長を調べるため、調査地Dの静原川沿いの約500mの調査区で1992年の4月~12月にかけて2週間ごとに調査した。調査区内で2時間内に手当たり次第に抽出した植物個体のロゼット幅ま

たはシュート高の測定パラメータ(表3-1参照)を記録し、植物上でみられた植物を摂食する発育段階にある全ての外部摂食者のうち、アブラムシ類を除く個体数を記録した。植食者の総個体数は、測定パラメータから推定した可食部乾重100g当たりの密度に換算した(3章参照)。また、抽出した植物上の全ての葉と花序の被害率を6段階の点数(0, 1/10, 1/4, 1/2, 3/4, 1)で記録した。便宜上全ての葉と花序の大きさを同じとして点数を平均し、植物個体ごとの被害率を得た。さらにこれを平均して植物個体群の平均被害率を得た。これらの結果を3章で調査したオオバタネツケバナのフェノロジー(図3-1)と照合した。

防衛誘導の対象植食者

植食性昆虫がオオバタネツケバナの果皮を食い破れるかどうかを調べるために、1992年6月に調査地Dで植物を摂食する最終齢にあるモンシロチョウ、スジグロシロチョウ、ニホンカブラハバチ、セグロカブラハバチ、カブラハバチ、コナガ、ヒロバコナガの各幼虫とキスジノミハムシの成虫を10～40頭ずつ採集した。これら8種の植食者を個体ごとに200mlのプラスチック容器に入れ、なるべく熟した弾かない長角果を3個ずつ容器内に入れた。容器内には濡らした脱脂綿を置いた。容器を25℃ - 16Lの恒温室に48時間置き、一つ以上の果皮が食い破られたかどうかを記録した。実験中に果皮が弾けた場合のデータは無効とした。

防衛誘導のコスト

自然に果皮が弾けて散布された種子と、物理刺激に対して果皮が弾けて散布された種子の発芽率を比較するため、1992年5月に調査地Dで採取したオオバ

タネツケバナ 4 株を200mlのプラスチック鉢に移植した。散布される種子を容易に回収するため、それらの鉢を30 x 30 x 25 cmのサイズで通気性のある透明プラスチックケースの中に置き、種子が自然に散布されるのを待った。5日後、ケース内の底面に散布された種子を面相筆で全て採取した。次に、花序に残った全ての果皮に指で軽く刺激を加え、果皮が弾けて散布された種子を同様に採取した。

直径90mm高さ17mmのシャーレに、直径85mm高さ10mmのスポンジに水を含ませ、同径で厚さ約5mmの脱脂綿と重ねて入れ、上記の2つのグループから150個ずつランダムに選んだ種子をシャーレごとに25個ずつ10mm間隔で脱脂綿上に並べた。シャーレには植物育成用ライトで十分な光をあてて16時間日長25℃の恒温室内に置き、播種後30日間は毎日給水して発芽数を記録した。

種子の防衛効果の推定

植食者の食い付きに対して果皮が弾けた場合の種子の損得を確率的に推定するために、モンシロチョウ属(6章の材料・方法を参照)やカブラハバチ属の大型匍匐性植食者(以下大型幼虫と略記する)による花序の食害過程をいくつかの仮定に基づいてモデル化した。また、モデル中のパラメータに代入する実測値を得るために、オオバタネツケバナを食害する大型幼虫のモンシロチョウの5齢幼虫とニホンカブラハバチの雌の5齢幼虫を用いて実験観察を行なった。5齢幼虫を対象としたのは、大型幼虫といえど若齢のうちは果皮を食い破れないからである。

食い付きに対して果皮が弾けた場合の大型幼虫の落下率を測定するためには、果皮の破裂現場を観察する必要があるため、ビデオカメラで大型幼虫の摂食現

場を撮影した。1992年5月、調査地Dで採取したオオバタネツケバナ30株を野外の網室内で栽培し、完熟した長角果をもつ花序を随時選び、振動を与えないように解剖用ハサミで基部から切り離した。花序の切り口を水で濡らした脱脂綿で包み、直径21mm高さ40mmの円筒型ガラス容器に花序を垂直に保つよう脱脂綿で包んだ部分を差し込んだ。この花序の最下位の長角果よりも下方に予め12時間絶食させた大型幼虫を1頭ずつ載せ、脱出を防ぐためさらに下方にタングルフット (*Fuji Tangle*) の帯を作った。以上のセットを25℃16Lの恒温室内に置き、花序を視野に収めるようにビデオカメラを設置して大型幼虫の摂食場面を撮影した。約3時間ごとにセットと録画したテープを取り替え、実験を繰り返した。録画したテープは早送り再生して果皮の弾ける場面を探し、弾けた果皮数と大型幼虫の落下数を集計した。果皮の弾ける場面はコマ送り再生して、果皮の巻き付き方を観察した。

次に、2種の大型幼虫が成長を完了するまでに摂食する室数を算出するために、脱皮直後の5齢幼虫を個体ごとに6頭ずつ200mlのプラスチック容器に入れ、なるべく熟した弾かない長角果を十分に与えた。果皮の乾燥を遅らせるため容器内には濡らした脱脂綿を置いた。容器は25℃16Lの恒温室内に置き、大型幼虫が摂食を停止するまで毎日長角果を交換した。取り出した長角果の両側の室には、食害前に測った長さとの比から10段階の食害量の点数をつけ(0, 0.1, 0.2,..., 0.9, 1.0)、幼虫の個体ごとに点数を合計して摂食量を求め、これを平均して L を求めた。

次に、花序上にある刺激で弾ける果皮と弾けない果皮の比を求めるため、1993年4月に調査地Dの静原川沿いに約5m²の調査区を定めた。2週間ごとに調査区内のオオバタネツケバナの全25個体上の全ての果皮に指で軽く刺激を加

え、弾けた果皮数と残りの果皮数を記録した。調査日ごとに花序当たりの弾ける果皮数と弾けない果皮数の平均値を求め、最も近い整数値で近似した。また、6月に調査区付近でなるべく熟した弾かない長角果30個をランダムに採取し、実体顕微鏡で観察しながら1室ずつ解剖して種子数を記録し、これを平均して1室当たりの平均種子数を得た。

III. 結果

1. オオバタネツケバナに対する食害

(1) オオバタネツケバナのフェノロジーと植食性昆虫の消長

3章で調査したオオバタネツケバナのフェノロジー(図3-1)を図4-2aに示した。植食性昆虫の総個体数は種子生産期の6月上旬から増加して夏期に最大となり、大部分の植物個体が地上部を展開する秋に再び減少した。食害率も個体数と並行して変動した。初夏の激しい食害は枯死直前の葉に集中した(図4-2b)。

(2) 繁殖器官を食害する植食性昆虫種

オオバタネツケバナの主要植食者が果皮を食い破れるかどうかを調べた結果、モンシロチョウ属のモンシロチョウとスジグロシロチョウ、カブラハバチ属のニホンカブラハバチとセグロカブラハバチとカブラハバチの大型幼虫だけが果皮を食い破って長角果を食害できることがわかった(表4-1)。果皮を食い破れなかった小型の植食者もその表面に食痕を残した。

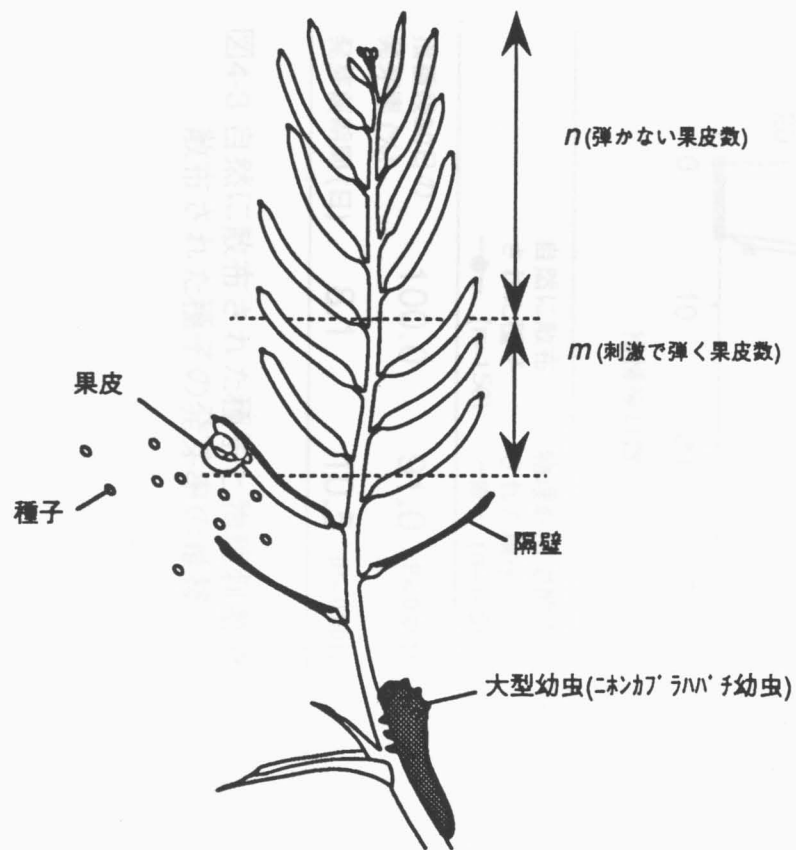


図4-1 オオバタネツケバナの花序構成

長角果中の種子が完熟すると、果皮が先端に巻いて弾け、種子を散布する。上位の幾つかの未熟長角果も大型幼虫の食い付き等の物理的刺激に対して破裂する。さらに上位の長角果はいかなる刺激に対しても弾かない。

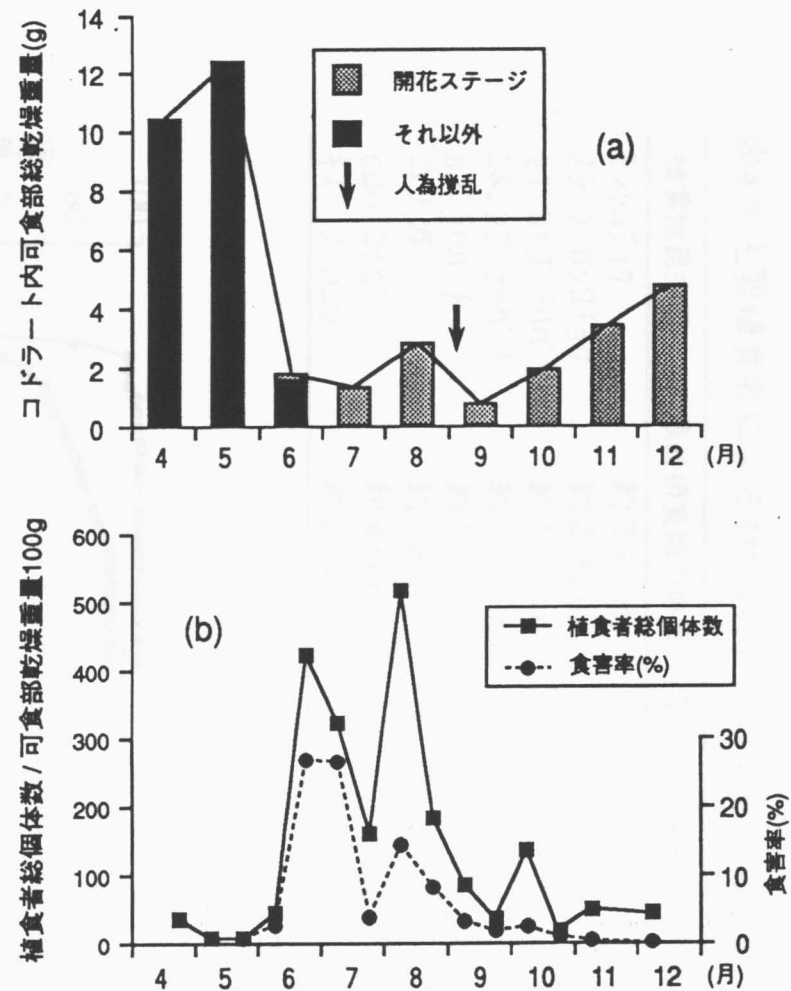
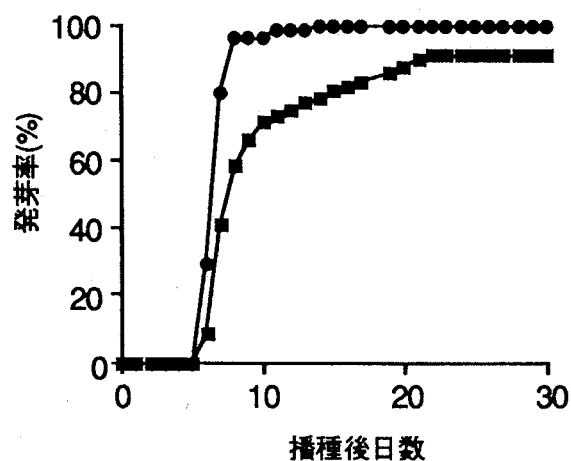


図4-2 (a) オオバタネツケバナのフェノロジー(図3-1より)
(b) 植食者総個体数、食害率の変動

表4-1 主要植食者による材ハタネツケバナの果皮の食い破り

植食性昆虫種	最終摂食時の体長	食い破る個体の割合(%)
モンシロチョウ	約 2.8 mm	100
スジグロシロチョウ	約 2.8 mm	100
セグロカブラハバチ	約 1.5 mm	68
ニホンカブラハバチ	約 1.5 mm	49
カブラハバチ	約 1.5 mm	15
コナガ	約 8 mm	0
ヒロハコナガ	約 8 mm	0
キスジノミハムシ	約 2 mm	0



	自然に散布 された種子 —●— (n=150)	物理刺激で散布 された種子 —■— (n=100)
播種後30日の 発芽率 (%)	100.0	91.0 (P<0.001)
発芽前期間 (日)	8.1	10.5 (P<0.001)

図4-3 自然に散布された種子と物理刺激で散布された種子の発芽率の推移

2.果皮の破裂による種子の誘導防衛機構

(1) 防衛誘導のコスト

播種から30日後には、自然に散布された種子は100%の発芽率を示したが、物理刺激で散布された種子の発芽率は91.0%で有意に低く($P < 0.001$, χ^2 検定)、発芽前期間も前者に比べ有意に長かった($P < 0.001$, Mann-Whitney U検定)(図4-3)。物理刺激で散布された種子のうち発芽しなかったものの割合(9.0%)を未熟死亡率、すなわち防衛誘導の適応度コストと考えた。

(2) 種子の防衛効果の推定

植食者の食い付きに対して果皮が弾けた場合の種子の損得を確率的に推定するために、大型幼虫による花序の食害過程を以下の仮定に基づいてモデル化した。

(1)刺激で弾ける果皮と弾けない果皮の比($m:n$)、及び一室あたりの種子数 S は全ての花序で等しく、季節の進行とともに変化する(図4-1参照)。(2)大型幼虫は花序の下位の長角果から順番に食害し、長角果の片面の果皮の破裂に会うたびに確率 P で植物上から駆逐される。植物は水際に生えるので(2章)、大型幼虫は元の株に戻れないと考えられる。(3)食い付きの刺激によって散布される種子は全て食害を免れるが、確率 D で発芽できずに死亡する。これを防衛誘導の適応度コストとみなす。(4)大型幼虫は弾ける果皮を突破すると、上位の弾けない長角果を食い尽くして株内の次の花序へ移る。(5)大型幼虫は一定の室数 L ($L=an+b$, $b < m$)を摂食すると食害を完了する。(6)この間、大型幼虫は他の要因によって落下しない。

また、株上で大型幼虫が遭遇する花序の累積数を*i*、花序内で大型幼虫が遭遇する果皮の累積数を*j* (*j* < *m*) とすると、大型幼虫 1 頭がオオバタネツケバナ 1 株に与える種子の被害数の期待値(以下、被害種子期待数と略記する)は次の級数で示される。

$$\left[\sum_{i=0}^a \sum_{j=1}^m S \{ D(im+j)+in \} (1-P)^{im+j-1} P \right] + S \{ D(a+1)m+an+b \} (1-P)^{(a+1)m}$$

このとき、 $S\{D(im+j)+in\}$ は大型幼虫が $i(m+n)+j$ 番目の果皮に遭遇するまでの被害種子の累積数、 $(1-P)^{im+j-1}P$ は $i(m+n)+j$ 番目の果皮で大型幼虫が株上から駆逐される確率を示す。

次に、モデル中のパラメータに代入する実測値を得るために、大型幼虫のモンシロチョウとニホンカブラハバチの 5 齢幼虫を用いて実験観察を行なった。オオバタネツケバナの果皮は通常は先端へ弾けて種子を散布するが、食い付きに対して弾ける場合は刺激を受けた位置から大型幼虫に向かって果皮が反り返り、大型幼虫は数十 cm の距離まで弾き跳ばされるか、胴体を果皮で縛られた(図 4-4)。大型幼虫に巻き付いた果皮は、乾燥するにつれて胴体をネジのように締め付けた。録画中に果皮に縛られた大型幼虫は全て果皮から脱出したため、落下率 *P* で防衛効果を議論した。しかし、野外では脱出に失敗した大型幼虫がしばしばみられ(図 4-5)、それらは例外なく死亡した。*P* はモンシロチョウで 12.8% (*n*=47)、ニホンカブラハバチで 34.8% (*n*=23) だった。その他のパラメータの実測値は表 4-2 にまとめた。

これらをモデルに代入して 2 種の大型幼虫による被害種子期待数を推定した

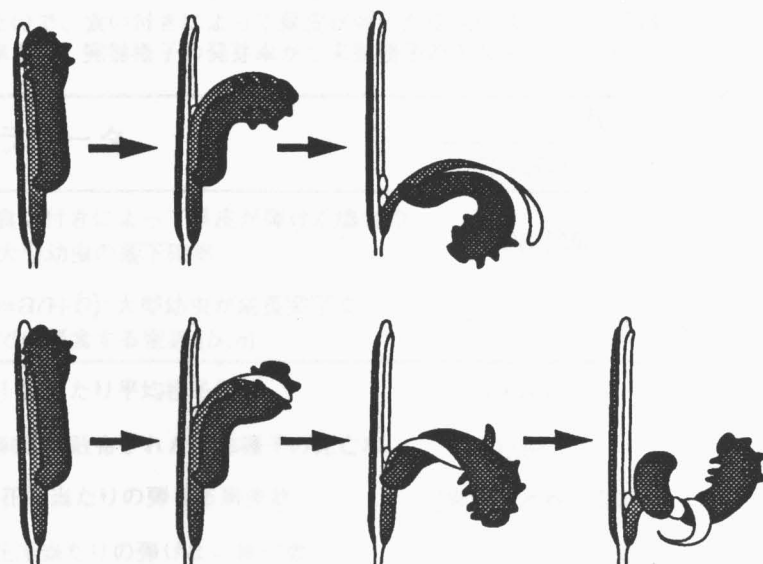


図4-4 大型幼虫の食いつきに反応した材ハ' 緑ツバノの果皮の弾け方
食いつかれた位置から大型幼虫に向かって果皮が反り返り、大型幼虫は株上から弾き跳ばされるか(上)、胴体を果皮で縛られる(下)。



図4-5 果皮に胴体を縛られたコシカ' ラハ' チ幼虫

果皮は乾燥するにつれ、ネジを巻くように大型幼虫の胴体を両側から徐々に締め付ける。果皮から脱出できない大型幼虫は例外なく死亡した。

表4-2 パラメータの実測値。実験中に果皮に縛られた大型幼虫の死亡は観察されなかったので、食い付きによって果皮が弾けた場合の落下率 P で防衛効果を議論した。種子の死亡率 D は、完熟種子の発芽率から未熟種子のそれを引いて得た (cf. 図4-3)。

パラメータ	植食性昆虫	
	モンシロチョウ	ニホンカブラハバチ
P : 食い付きによって果皮が弾けた場合の大型幼虫の落下確率	0.128 (6/47)	0.348 (8/23)
$L (=an+b)$: 大型幼虫が成長完了までに摂食する室数 ($b < n$)	87.3	25.6
S : 1室当たり平均種子数	14.02	
D : 刺激で散布された未熟種子の死亡率	0.09	
m : 花序当たりの弾ける果皮数	(季節とともに変動)	
n : 花序当たりの弾けない果皮数	(季節とともに変動)	

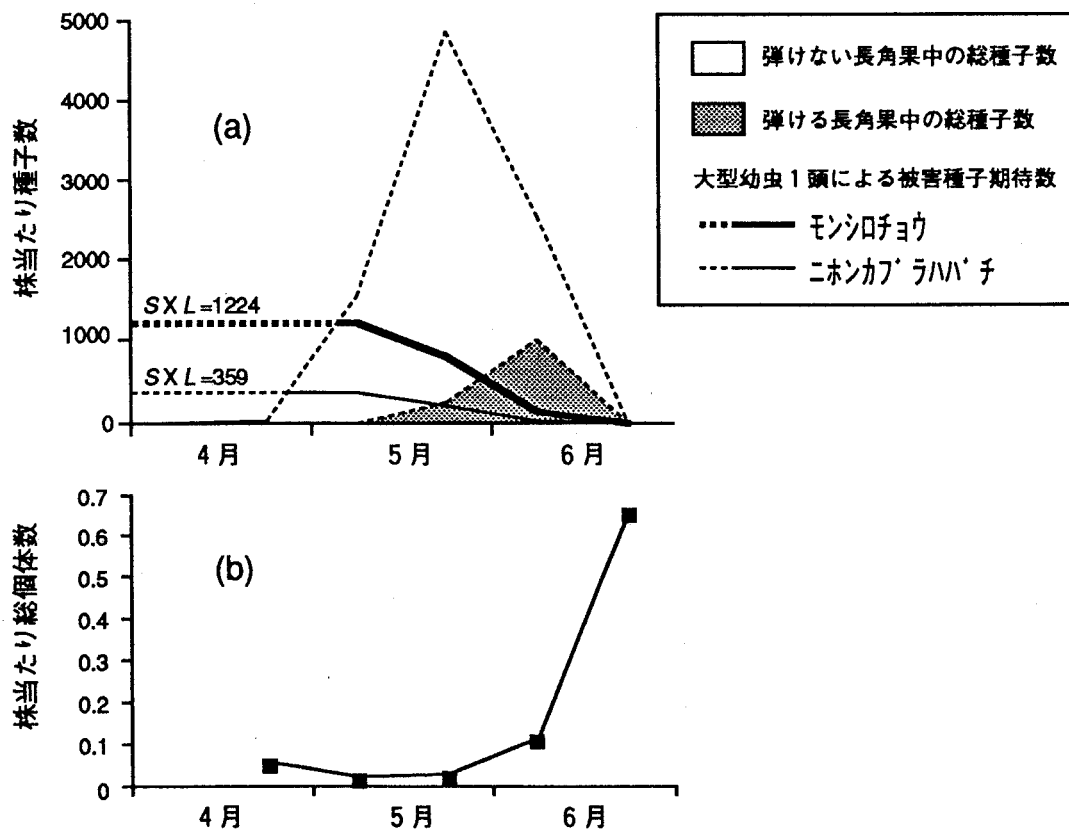


図4-6 (a)オハタネツケバナの株当たり種子数と2種の大型幼虫による被害種子期待数の推移 (b) オハタネツケバナ上の植食性昆虫の総個体数の推移 図4-2bの植食者総個体数のデータを株当たり密度に換算した。

結果、それらは、種子が完熟するまで果皮が弾かないと想定した場合の種子の被害数($S \times L$)よりも常に小さくなった。さらに植食性昆虫の総個体数が急増する種子繁殖の後期には、弾ける果皮の割合が増え、被害種子期待数が減少した(図4-6)。

IV. 考察

オオバタネツケバナは、大型幼虫の食い付きに対して果皮を弾くことにより、適応度の直接的指標となる生存種子数を増やすことが示唆された。したがって、この特性は食害に対してただちに誘導される、物理的な防衛機構と結論できる。刺激で散布された未熟種子の死亡率 D は防衛を誘導するための適応度コストに他ならず、繁殖と防衛のトレードオフの直接的な証拠である。また、未熟種子の長い発芽前期間のためにその後の実生の競争力が低下するならば、実際の適応度コストはさらに高いだろう。果皮を弾く形質はタネツケバナ属に共通し(e.g. 長田, 1981)、本来は完熟した種子を自力で分散するために発達した形質と思われるが、種子が完熟する前から刺激に対して果皮が弾ける状態になっている点は、食害に対する適応を強く示唆した。

Karban(1993)は、構成的な防衛機構よりも誘導的な防衛機構の方が選択される条件として以下の4項目を挙げた。(1)食害は予測できないが、植物を殺さない程度である。(2)植物の成長や繁殖を割いて防衛に投資せねばならない。(3)防衛が不要の時、コストを払わない分だけ植物は得をする。(4)植食者の存在下では、防衛を誘導することによって植物の成長や繁殖が高まる。これらの条件がオオバタネツケバナに関しては全て満たされている。(1)については、全ての長角果

または植物個体が食害を受けるとは限らず、地上部が食い尽くされても地下茎は生き残る。(2)については、防衛の誘導によって未熟種子の一部が犠牲になることがわかった。(3)については、防衛が誘導されない場合に種子は完熟するので明らかである。最後の(4)については、食い付きに対して果皮が弾く場合の生存種子数の増加が示唆された。このような状況下では、強力無比な果皮をつくることに先行投資するよりも、食害時だけ果皮を弾いてコストを払う誘導防衛の方が有利だったのではないと思われる。

大型幼虫の食い付きに対して果皮を弾くことは、常に生存種子数を増加させることが示唆されたが、摂食量の小さい植食者の食い付きに対して果皮を弾くと未熟種子が死亡することの採算が取れないかもしれない。しかし、果皮は摂食量が小さいと思われる小型の植食者の食い付きを防ぐことによって、防衛を誘導する標的(cf. Rausher et al., 1993)を大型幼虫に絞り、防衛効果を高めているようだった。

オオバタネツケバナは夏枯れするフェノロジーを持ち、夏期の食害を有効に回避していた。初夏の種子生産期には枯死寸前の葉を激しく食害されるが、それらは結果的に植食者への囿となって種子の被害を軽減している可能性もある(Zangerl et al., 1991)。その一方、種子生産期の後期には、果皮で植食者を駆逐する補助的な防衛機構によって種子が有効に防衛されるため、植物は致命的な被害を受けずに存続できると考えられた。

第5章 植物の化学的な防衛機構と植食者の対抗適応

1. はじめに

一般に植物の化学防衛機構は、特定の植食者だけに有効な何種類もの化学防衛物質からなるのではなく、微生物から哺乳類にいたる不特定多数種の植食者に有効な化学防衛物質に裏付けられると考えられている(e.g. Bryant et al., 1991; Krischik et al., 1991)。したがって、植食者の中にはこのような植物の防衛機構を無効にする対抗適応を獲得する者も現われると考えられる(Rausher et al., 1993)。食害前から活性化されている構成的な化学防衛機構に対する植食性昆虫の対抗適応には、防衛物質を解毒・排泄したり(Dowd et al., 1983; Brattsten, 1988)、脂肪体などの器官に隔離して蓄積(Duffey, 1980)するという生理的な適応がみられる。一方、食害後に活性化される誘導的な化学防衛反応には、食害から反応が誘導されるまでの時間が数十分以内という迅速な反応から、数年の遅れをとまって変化がもたらされる長期的な反応までが知られる(Karban & Myers, 1989)。迅速な誘導防衛反応は、植物を食害する植食性昆虫の個体に直接的に作用するので、彼らの寄主利用にも影響を及ぼし、その対抗進化を促すだろう。

迅速な誘導防衛反応の代表例として、植物の組織中の分泌道や維管束などの管構造を通じて化学防衛物質が移動する機構が知られる(Carroll & Hoffman, 1980; Tallamy, 1985)。この防衛機構は、植物自身の代謝系にとっても有害となる毒物質を管構造の中に隔離して貯蔵できることや、食害箇所を防衛物質を集中的に投入できる利点を持つと考えられる(Dussourd & Denno, 1991)。DussourdとDenno(1991)は、管構造を持つ植物種を利用する植食性昆虫が、寄主植物の管構

造のタイプに対応した摂食行動を持つことを以下のようにパターン認識した。葉の主脈のみを防御物質が移動する植物では、主脈を避けた部分を摂食する植食者がみられる。また、樹枝状の管構造を持つ植物の葉では、摂食前に葉脈を切断する植食者がみられ、網目状の管構造を持つ植物の葉では、摂食前に葉に溝を掘るトレンチングを行なう植食者がみられる。これらの摂食前行動は、いずれも葉の管構造を破壊することによって防御物質を排出または遮断し、防御物質が食害箇所へ移動することを防ぐ機能を持つ(Dussourd & Denno, 1991)。この管構造と摂食行動の対応関係は、寄主植物の分類学的な関係や化学防御物質の種類に影響されない。したがって、植食者の特徴的な摂食行動は、寄主植物の誘導防御機構への対抗適応であると考えられる(Dussourd & Denno, 1991)。

組織の寿命が長く植食者に見つかり易い植物種では、成葉を始めとする植物組織全般の防御が重要となると考えられる(Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Berryman, 1988)。アブラナ科植物のうち、初夏までに種子生産を終えて地上部を一年中植食者にさらす植物種は、3章の分類に従うとCタイプのフェノロジーに分類され、いずれも不特定多数種の植食者に対して有効な悪い質的条件を備えており、これらの植物種だけを利用する寄主植物スペシャリストに主に利用されていた。これらのスペシャリストは、寄主植物の防御機構へ対抗適応していることが予想される。Cタイプのワサビは、ヘリジロカラスノメイガ(以下ヘリジロと略記する)という寄主植物スペシャリスト(3章)に特異的に利用される。ヘリジロの4齢幼虫は、ワサビの葉柄基部に溝を掘るトレンチ行動をもつ。本章では、ワサビおよび同じCタイプのフェノロジーを持つハクサンハタザオの両種の葉の悪い質的条件が維持される機構の特性を比較によって明らかにし、ワサビの葉の特性と、ワサビを利用するヘリジロのトレンチ行動との因果関係

を考察する。

II. 材料・方法

ワサビ

初夏までに種子生産を終えて地上部を一年中維持するフェノロジーを持つが(3章)、本研究で調査した10種のアブラナ科植物の中では唯一基本成長パターン(図2-1)と異なる成長パターンを持つ。太い円柱型の地下茎に長柄をもつ根出葉が直接つく(e.g. 北村・村田, 1961)。春に匍匐性の花茎を延ばして種子を生産する一方、地下茎による栄養繁殖も行なう。春先から初夏にかけて成長した葉は秋まで維持される。丸い心形の葉には維管束を含む葉脈が放射状に走り、これが左右に相互連絡する(図5-1参照)。地下茎の辛みは香辛料として利用される。葉柄も辛みを持ち、粕漬(ワサビ漬)に用いられる。

ハクサンハタザオ

初夏までに種子生産を終えて地上部を一年中維持するフェノロジーを持つ(3章)。早春にロゼットの中央から花茎を伸長して開花する。初夏には種子生産を終えた花茎が倒れて走出枝となり、節ごとに新しいロゼットを形成して栄養繁殖する(e.g. 北村・村田, 1961)。夏期にはロゼットの成長が遅く、初夏に展開したロゼット葉は晩秋まで維持される。

植物体との連絡が葉の質的条件に及ぼす影響

ワサビとハクサンハタザオの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性を比

べるため、植物体上の葉(以下株上葉と略記する)と葉柄から切除した葉(以下切除葉と略記する)をアブラナ科ジェネラリストのモンシロチョウの幼虫に摂食させてその生存率を調べた。

有用植物であるワサビは野外では継続的な調査が保証されないので、実験株を確保するために、1992年3月に滋賀県石田川上流で採取した150株を持ち帰り、消毒済みの土(土太郎、住友林業)で満たした950mlのプラスチック鉢に移植した(以下鉢植えワサビと略記する)。これを遮光率70%の寒冷紗で覆ったハウス内に並べて1年間生育させ、適宜実験に用いた。また、ワサビの株上葉に供試幼虫を閉じ込めるために、図5-1に示す処理(以下処理1と略記する)によって鉢植えワサビ5株上の成葉各1葉にチャック付きビニル袋を取付けた。また1993年6月に調査地Dで手当たり次第に選んだハクサンハタザオ20個体を根ごと持ち帰った。うち10個体は、根を濡らした脱脂綿で包んで個体ごとに200mlのプラスチック容器に入れた。残りの10個体は、個体上で3枚の葉をランダムに選んで葉柄から切断し、その切り口を濡らした脱脂綿で包んでだ。それらを一組にして同規格の容器に入れた。

同年6月に調査地Dで採取したモンシロチョウ雌成虫より、3章と同様の手順で卵を得た。孵化後24時間内のモンシロチョウ1齢幼虫をハクサンハタザオの容器には3頭ずつ合計60頭、ワサビの株上葉には10頭ずつ合計50頭をそれぞれ閉じ込めた。全ての容器と鉢植えワサビを16時間日長25℃の恒温条件下に置き、羽化までの幼虫の生存数を確認した。ワサビの切除葉を摂食させた場合のモンシロチョウの生存率のデータ(表3-2)を転用した。

ワサビの葉の悪い質的条件の維持特性

ワサビの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性を調べるため、植物体から異なる部位で切り離した葉に対するモンシロチョウの生存率を比較した。4枚の成葉を葉柄から切り離してその切口を濡らした脱脂綿で包み、450mlの透明プラスチック容器に入れた。容器には約10mm間隔で通気穴を開けた(以下処理2と略記する)。次に、4枚の成葉を葉柄基部から切り離して、その切口を濡らした脱脂綿で包んだ。葉の部分に供試幼虫を閉じ込めるため、処理1と同様にチャック付きビニル袋を取付けた。葉柄の乾燥を防ぐため、以上のセットを空気を十分に含ませた25cm x 33cmの透明ビニル袋に封入した。さらに、鉢植えワサビ5株上の成葉各1葉に処理1と同様にチャック付きビニル袋を取付けた。

1993年6月に調査地Fで採取したモンシロチョウ雌成虫より、3章と同様の手順で卵を得た。孵化後24時間内の1齢幼虫を、上記の容器または袋の中の葉に10頭ずつ閉じ込め、2齢までの生存数を記録した。実験を行なった6-7月のワサビの生育場所の日長と平均気温を考慮し、容器と鉢植えワサビは16時間日長20℃の恒温条件下に置いた。

次に、ヘリジロのトレンチ行動を利用してワサビの葉脈を切断させ、それをモンシロチョウに摂食させた場合の生存率を調べた。6鉢上の成葉各1枚に処理1と同様にチャック付きビニル袋を取付け、これに1993年6月に調査地Cで採取したヘリジロの4齢幼虫を3頭ずつ閉じ込め、葉脈が切断されるのを待った。3枚の葉の葉脈基部が全て切断された時点で、全ての葉からヘリジロの幼虫を取り除いた。残り3枚の葉には切断されていない葉脈が1本以上残っていた。孵化後24時間内のモンシロチョウ1齢幼虫を各葉に10頭ずつ分け、2齢までの生存数を記録した。鉢は前述と同じ温度と日長条件下に置いた。

ワサビを利用する植食性昆虫群集の消長

ワサビを利用する植食性昆虫各種の消長を調べるため、調査地C内の清流沿いの100mの調査区で1992年4月～12月にかけて1カ月ごとに調査した。調査区内で手当たり次第に抽出した約100個体の葉長または走出枝長の測定パラメータ(表3-1参照)を記録し、植物上でみられたアブラムシ類を除く全ての植食性昆虫を記録した。幼虫の同定とワサビを摂食するかどうかの確認方法は3章になった。各種の個体数は、測定パラメータから推定した可食部乾重100g当たりの密度に換算した(3章参照)。この結果をワサビのフェノロジー(図3-2)と照合した。

ヘリジロカラスノメイガに対するワサビの抵抗性

ワサビの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性とヘリジロのトレンチ行動の関連を調べるために、切除葉と株上葉、さらにトレンチングを妨げて葉脈の連絡した葉をヘリジロに摂食させた場合の寄主適合性を比較した。まず、6鉢上の成葉各1葉を処理2と同様に容器に入れ(切除葉)、別の6鉢上の成葉各1葉には処理1と同様のビニル袋を取付けた(株上葉)。さらに、10鉢上の成葉各1葉については、トレンチングの予想される葉脈の基部を強力接着剤(セメダイン)で保護し、処理1と同様のビニル袋を取付けた(セメダイン処理葉)。

1993年6月に調査地Cで採取したヘリジロの若齢幼虫にワサビの切除葉を与えて16時間日長20℃の恒温条件下で飼育し、脱皮後24時間内の4齢幼虫を上記の3つのグループの実験葉に振り分けて閉じ込めた。葉当たりの幼虫数は、葉面積の大きさに応じて2または3頭とした。

次に、4齢以前の幼虫に株上葉と切除葉を摂食させた場合の寄主適合性を比べた。4鉢上の成葉各1葉に処理1と同様にビニル袋を取付け(株上葉)、別の3

鉢上の成葉各1葉を処理2と同様に容器に入れた(切除葉)。1993年6月に調査地Cでワサビの葉に産みつけられたヘリジロの卵を葉ごと採取し、孵化した24時間内の1齢幼虫を供試葉の面積に応じて4または5頭ずつ閉じ込めた。幼虫が4齢に脱皮するまでの生存数と発育日数を記録した。

III.結果

1.植物葉の悪い質的条件の維持特性

(1) 植物体との連絡が葉の質的条件に及ぼす影響

ワサビとハクサンハタザオの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性を比べるため、それぞれの株上葉と切除葉をモンシロチョウ幼虫に摂食させ、羽化までの生存率を比較した。株上葉を与えた場合の生存率はどちらの植物種でも0%だった。幼虫は葉に食い付いたが、いずれの場合も少量しか摂食せずに死亡した。ハクサンハタザオでは切除葉を与えた場合の生存率も同様に0%だったが、ワサビの場合は56.7%になった(表5-1)。ワサビの切除葉は水分の補給を続けると約1カ月は緑色を保ったので、切除後数日間の実験期間に葉の組織が生存していたことは明らかである。

(2) ワサビの葉の悪い質的条件の維持特性

ワサビの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性を調べるため、植物体から異なる部位で切り離した葉に対するモンシロチョウ1齢幼虫の生存率を比べた。葉基部から切断した葉を与えた場合の生存率は97.5%、葉柄基部から切断し

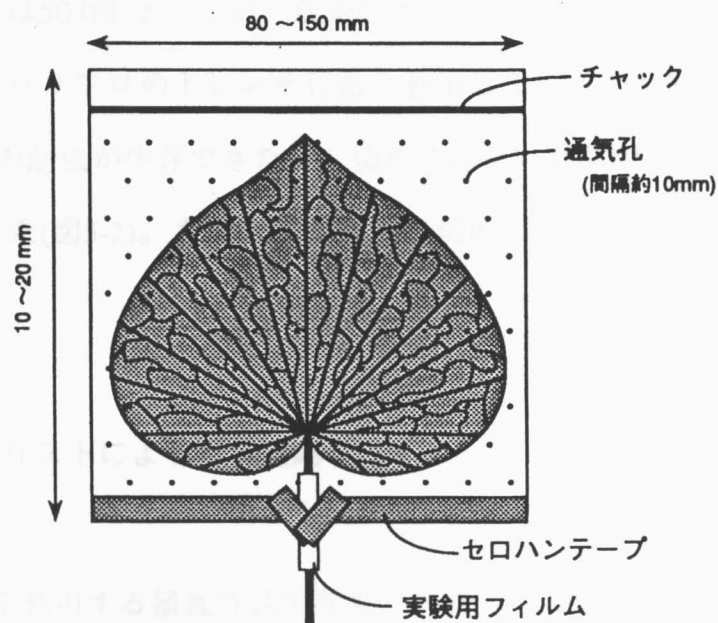


図5-1 ワサビ葉上に植食者を閉じ込めるための処理

ワサビの成熟葉から約3 cm離れた葉柄部分に実験用フィルム(パラフィルム, American National Can)を2 cm幅で巻き付けた。葉サイズに応じた大きさのチャック付きビニル袋に約10mm間隔で通気穴を開け、底部を切り落とした。チャック部分が葉の先端方向に位置するように袋をかぶせ、底部の切口を葉柄のフィルムに合わせてセロハンテープで密閉した。供試幼虫は、チャックを開閉して出し入れした。

表5-1 植物体との連絡が葉の質的条件に及ぼす影響

植物種	処理	モンシロチョウ幼虫生存率(%)	
ハクサンハタザオ	株上葉	0	(n=30)
	切除葉	0	(n=30)
ワサビ	株上葉	0	(n=50)
	切除葉	56.7	(n=30)

た葉の場合は50.0%だったが、葉が根茎と連絡する株上葉では生存率が0%だった。また、ヘリジロのトレンチ行動を利用して全ての葉脈の基部を切断した葉では43.3%の幼虫が生存できたが、切断されない葉脈が1本でも残る場合には幼虫は全滅した(図5-2)。なお、茎や葉脈の切断面に液体の分泌は観察されなかった。

2. スペシャリストによる対抗適応

(1) ワサビを利用する植食性昆虫群集の消長

ワサビを利用する植食性昆虫各種の個体数の変動を調査した結果、ヘリジロカラスノメイガだけがワサビを独占的に利用していた。他にはモンシロチョウ属のスジグロシロチョウやニホンカブラハバチなどのアブラナ科ジェネラリスト(3章)がわずかにみられた(図5-3)。以下に、本研究上の観察に基づくヘリジロの生活史の概略を述べる。初夏と秋に羽化成虫がワサビの葉の裏面に卵粒で産卵する。孵化した幼虫は3齢まで葉の裏側を摂食して成長する。4齢幼虫は体長に不釣り合いに大きな顎を持ち、表皮一枚を残して溝を掘るトレンチングで主脈の基部を全て切断した後、葉を摂食して急速な成長を遂げる。トレンチングされたワサビの葉は表皮一枚で葉柄からぶら下がるが、野外では幼虫の食害が終わるまで萎れない(図5-4)。摂食を停止した幼虫は、地中に潜って土繭を造りその中で蛹化する(図5-5)。

(2) ヘリジロカラスノメイガに対するワサビの抵抗性

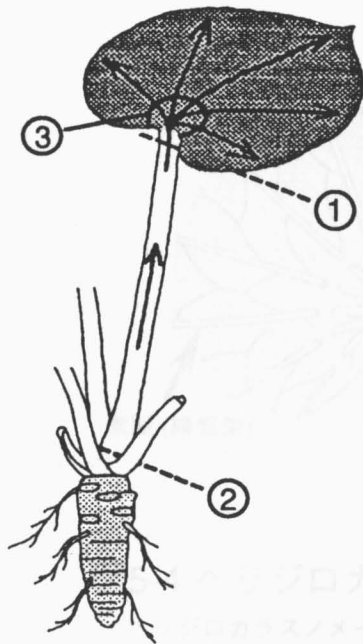


図5-2 ワサビ葉の悪い質的条件の維持特性
図中の矢印の方向に、葉の悪い質的条件を維持する物質が移動すると推測される。

処理	モンシロチョウ1齢幼虫生存率(%)
切除葉(①で切断)	97.5 c (n=40)
切除葉(②で切断)	50.0 b (n=40)
株上葉(③で全葉脈を切断)	43.3 b (n=30)
株上葉(一部の葉脈を切断)	0 a (n=30)
株上葉(無処理)	0 a (n=50)

異なる文字間で有意差あり(P<0.05)

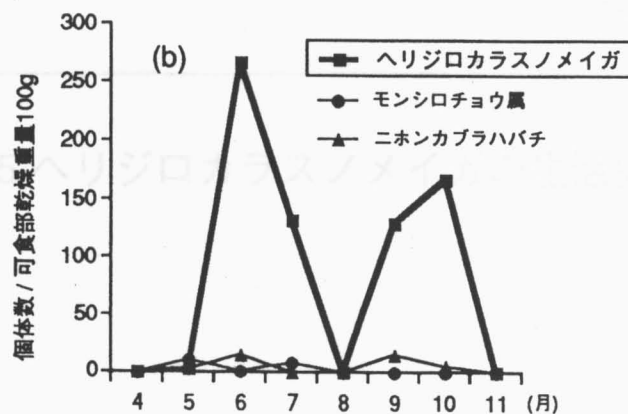
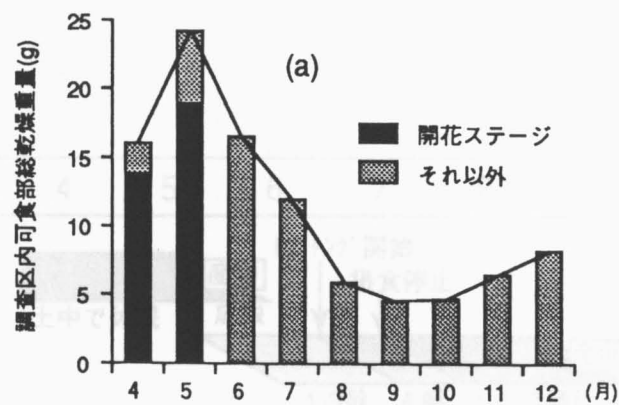


図5-3 (a)ワサビのフェノロジー(図3-1より)
(b)主要植食性昆虫各種の消長

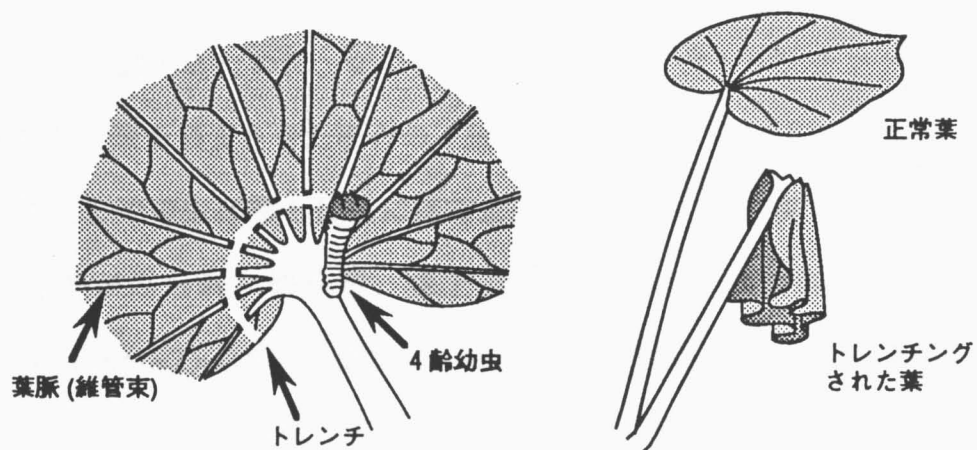


図5-4 ヘリジロカラスノメイガ 4 齢幼虫のトレンチ行動

ヘリジロカラスノメイガの4 齢幼虫は、トレンチングでワサビ葉の主脈の基部を全て切断する(左)。トレンチングされた葉は表皮一枚で葉柄からぶら下り、幼虫の食害が終わるまで萎れない(右)。

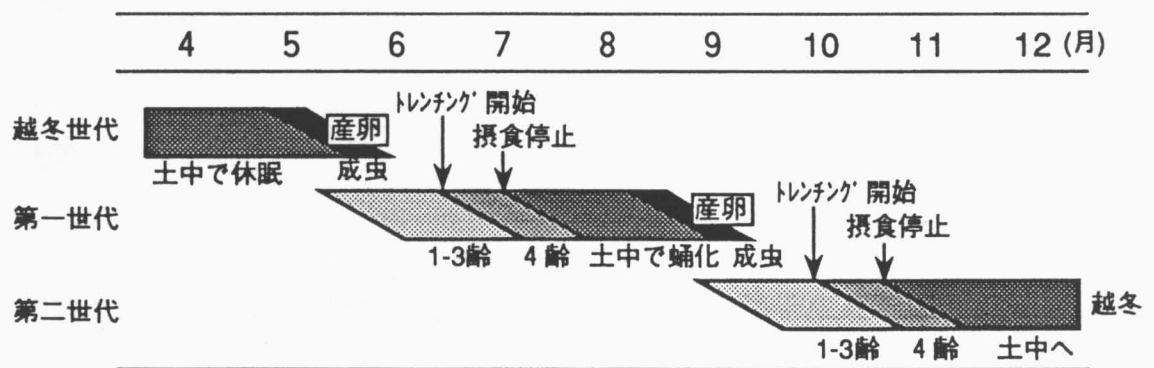


図5-5 ヘリジロカラスノメイガの生活史の概略図

ワサビの葉の悪い質的条件が維持される機構の特性とヘリジロのトレンチ行動の関連を調べるために、切除葉と株上葉、さらにトレンチングを妨げて葉脈の連絡した葉を摂食させた場合の4齢幼虫の寄主適合性を比較した。その結果、摂食停止までの生存率と体重には有意差がなかったが、発育日数には各処理間で有意差がみられ、切除葉、株上葉、セメダイン処理葉の順に長くなった($P<0.01$, DNMRT)(表5-2)。幼虫は、株上葉を通常にトレンチングしたが、切除葉ではトレンチングを全くせず、セメダイン処理葉では、保護した葉脈のさらに先端部に対してトレンチングを試みた。

次に、4齢以前の幼虫に株上葉と切除葉を摂食させた場合の寄主適合性を比べた結果、株上葉では4齢までの発育日数が有意に延長し($P<0.01$, Mann-Whitney U検定)、生存率も低くなる傾向がみられた(NS, $P=0.11$)(表5-3)。若齢幼虫の食痕は4齢幼虫とは大きく異なり、葉脈の支脈を避けるように多数の独立した食痕を残した(図5-6)。この行動はいずれの葉でも観察された。

IV. 考察

ワサビとハクサンハタザオは、ともに初夏までに種子生産を終えて地上部を一年中維持するフェノロジーを持ち、悪い質的条件によって植食者の利用を妨げていると思われるが(3章)、それらの葉の悪い質的条件は、異なる機構で維持されていることが示唆された。ハクサンハタザオの葉を植物体から切り離した後、植食者に摂食させても、その餌としての質的条件が悪いこと、さらに葉に食い付いた植食者が少量しか摂食せずに死亡したことから、その悪い質的条件は構成的な化学防衛物質に裏付けられると思われた。Cタイプの植物の夏を越

表5-2 ヘリジ・ロカスノメイガの4 齢幼虫に対するワサビの抵抗性

切除葉はあらかじめ葉柄から切除した葉を摂食させた場合、株上葉は植物体上の葉を通常にトレンチングさせて摂食させた場合、セメダイン処理葉は葉脈の基部を強力接着剤で保護してトレンチングを妨げた葉を摂食させた場合を示す。

寄主適合性	処理			
	切除葉	株上葉	セメダイン処理葉	
終齢幼虫生存率 (%)	100.0	92.9	100.0	NS
摂食停止時体重 (mg)	37.50 ± 1.02	38.65 ± 0.96	38.97 ± 0.98	NS
終齢の発育期間 (日)	6.36 ± 0.23 a	7.62 ± 0.18 b	8.57 ± 0.22 c	P<0.01

表5-3 ヘリジ・ロカスノメイガの若齢幼虫に対するワサビの抵抗性

寄主適合性	処理		
	切除葉	株上葉	
1-4 齢幼虫生存率 (%)	100.0	83.3	NS (P = 0.11)
1-4 齢幼虫発育日数 (日)	13.43 ± 0.27	16.27 ± 0.41	P<0.01



図5-6 ヘリジ・ロカスノメイガの若齢幼虫の食痕

ヘリジロカスノメイガの若齢幼虫は、ワサビ葉の裏側で葉脈の支脈を避けるように多数の独立した食痕を残す。

す葉の寿命は落葉樹にも匹敵するので、そのような「見つかりやすい」器官は (Feeny, 1976)、木本の葉と同様に量的化学物質で防衛されていることも考えられる。

ワサビの葉の場合、植食者が出会う株上葉はハクサンハタザオと同様に極めて質的条件が悪いようだったが、切除葉では対照的に質的条件が大幅に改善された。この違いは切除葉の組織が死んだためではないので、ワサビの葉の悪い質的条件は構成的な性質でないことがわかる。さらに、葉脈が切断された葉では、葉を切除した場合と同様に質的条件が速やかに改善されたことから、ワサビの葉の悪い質的条件は葉脈とその支脈を通じて葉内に普及する可動物質によって維持されると推測される。また可動物質は不安定な化学防衛物質か、成長活動と防衛活動の相互に転用できる前駆物質と考えられる(cf. Gershenzon, 1992)。一般に化学防衛物質は植物自身の代謝系にとっても有害なので(McKey, 1979)、根などの貯蔵器官に隔離される例が報告されている(e.g. Baldwin et al., 1994)。ワサビの悪い質的条件を維持すると考えられる可動物質も、根茎で生産または貯蔵されている可能性がある。香辛料であるワサビの根茎の辛みと可動物質との関連は興味深いが、さらなる考察には化学分析が必要だろう。

ワサビは、寄主植物スペシャリストのヘリジロカラスノメイガ1種だけに独占的に利用されていた。ヘリジロのもつトレンチ行動の機能的意義を調べるため、異なる処理を施したワサビの葉を摂食させた場合のヘリジロの幼虫の寄主適合性を比べた結果、発育日数に有意差がみられた。野外での発育の遅延は、天敵による捕食機会を増やし、発育や繁殖に好適な環境条件との同調を困難にするだろう(Price et al., 1980)。切除葉とトレンチングを妨害したセメダイン処理葉に対する発育日数の差は、ヘリジロがトレンチ行動をもたない場合のワサビ

の葉の抵抗性とみなせる。切除葉と株上葉に対する発育日数の差はトレンチングのコストと考えられる。トレンチ行動によって幼虫は、株上葉とセメダイン処理葉に対する発育日数の差の分だけ成長時間を短縮できるだろう。トレンチングされた葉では株上葉で生存できなかったモンシロチョウが生存できたことから、この行動が葉の悪い質的条件を改善していることは明らかである。したがって、ヘリジロのトレンチングは適応的行動といえる。ヘリジロは葉脈が切断されている切除葉に対してはトレンチングをしないことから、これは固定的な行動や隠蔽のための行動ではなく、ヘリジロ幼虫が葉の質的条件を見極めた上で行なう対抗適応であることを示唆する。

トレンチングのできない若齢幼虫は、老齢幼虫とは異なる適応行動をもつ可能性がある(Dussourd & Denno, 1991)。この観点から、ヘリジロの若齢幼虫がつくる多数の独立した食痕は興味深い。この食痕は彼らの頻繁な移動を示唆するが、植物上で小型植食者が移動することは天敵による捕食機会を増し(Edwards & Wratten, 1983)、葉に新たに食いつくことにもコストが要るはずである(Carroll & Hoffman, 1980)。したがって、彼らが頻繁に移動するのは可動物質の存在する葉脈を避けて摂食するためか、あるいは食害箇所で誘導される防衛物質を回避するためというような、上記のコストを相殺する何等かの適応的意義が期待される。

ワサビの葉は、悪い質的条件を持つためにヘリジロにトレンチングされ、幼虫が摂食するよりも常に大きな葉の面積に被害を受ける。したがって、ワサビの葉の悪い質的条件は、ヘリジロに対して防衛効果をもたないと思われる。しかし、このヘリジロのように現に植物種を利用している植食者は、植物の防衛機構を克服していると考えられるので(Mattson et al., 1988)、それらに対して防衛

効果が認められないことから、植物の悪い質的条件が防衛機構でないと結論するべきではない。むしろ、ワサビがヘリジロに独占的に利用されている事実こそが、その他大多数のアブラナ科ジェネラリストに対してワサビの防衛機構が有効であることの証明と考えられる。この観点では、ワサビを利用する植食性昆虫の群集構造は、まさにワサビの防衛機構の反映とみなせるだろう。

第6章 捕食者を利用した植物の間接的防衛機構

1. はじめに

近年、天敵による植食者の捕食機会を高める植物の諸特性が、植食者に対する間接的防衛機構として注目されている。とりわけ葉、茎、果実などに花外蜜腺を持つ植物と広食性捕食者のアリの共生的関係は、その代表例としてよく知られる(Bentley, 1977; Tilman, 1978)。花外蜜腺の蜜は、送粉者以外の採蜜者を誘引する蜜と一般に定義され(Huxley, 1989)、花蜜は他家受粉を媒介する送粉者を誘引するための蜜と考えられている(Heinrich & Raven, 1972)。しかし、もし花からの盗蜜が植物の有性繁殖にさほどの不利益をもたらしないうならば、花蜜が防衛者の誘引に転用されてもよいはずである。Dominguezら(1989)は、送粉者を必要としない風媒花の花蜜が、その植物を利用する植食性昆虫の捕食者である蜂によって利用されていることを示した。したがって、このような防衛者への報酬という観点から、自家和合性植物の花蜜にも注目すべきだろう。

専ら自家受粉に頼る植物が花蜜を生産する例は多く知られ(e.g. Raju, 1989; Ottosen, 1987)、その役割はごく稀な他家受粉のためと考えられている。それらの花蜜が植食性昆虫の捕食者に利用されるなら、間接的な食害防衛として機能している可能性がある。花蜜が防衛機構であるためには、(1)花蜜が防衛者を誘引する、(2)防衛者の存在が食害を軽減する、(3)防衛者の活動が植物の有性繁殖を妨げない、の3点を明らかにする必要があると考えられる。つまり、植物と植食者、防衛者の3者系において、植物側のコストとベネフィットを明らかにせねばならない。

植物と防衛者のアリの共生的関係は状況依存的な場合が多く、アリが常に植物に利益をもたらすとも限らない(Koptur, 1979; Cushman & Whitham, 1989; Ito & Higashi, 1991)。ア리를防衛者とする植物は、その防衛が機能しない場合のリス

クにどのように備えているのだろうか。生存や繁殖に不適な状況に直面した動物は、分散や休眠という条件付け戦略を用いるが(Southwood, 1977)、移動力のない植物は環境の好転を待つしかないのだろうか。一方で、植物の繁殖パターンは、貧栄養や過密などの外的ストレスに反応して変容することが知られる(河野, 1974)。生育環境の好適性が時空的に予測困難な場合、局地的適応よりも可塑性の保持が重要となろう(Hartgerink & Bazzaz, 1984)。もし食害率が植食者の天敵の有無などの生育環境に由来する外的要因に左右されるなら、食害率はその好適性の指標となり、繁殖パターンに何らかの変化を生じるかもしれない。

一部の草本では、食害や刈り取りに対して地上部現存量や種子が過剰に補償される過補償反応(Overcompensation)が報告されている(Belsky, 1986; Hartnett, 1989)。そのほとんどは貯蔵資源の消費などで支えられるので(e.g. McNaughton, 1983)、過補償した植物も長期的には食害による適応度の低下を免れない(Belsky, 1986; Bergelson & Crawley, 1992 but see Paige & Whitham, 1987)。この反応の適応的解釈は、根と地上部のバランスの積極的回復のため、すみやかな競争力の回復のため(e.g. Mueggler, 1972)などの植物側の観点からの説明であり、植食者との相互作用の観点に立った解釈はない。

イヌガラシは春から初冬にかけて花茎を更新するフェノロジーを持ち、3章の分類に従うとDタイプに属する。本研究で調査したアブラナ科植物の中では、イヌガラシだけがアブラナ科に特殊化した植食者に対する直接的な防衛機構を持たず、最も多くの種に利用されていた(3章)。それにも関わらずイヌガラシ上の植食者密度が他植物種と同レベルに低いことは、捕食者などによる制御を示唆する(Hairston et al., 1960)。

本章では、まずイヌガラシの最も重要な植食者がモンシロチョウ属であることを示し、次にイヌガラシとモンシロチョウ属、その捕食性天敵であるアリ類の3者間関係を実験的に検証して、イヌガラシの花蜜を植食者に対する間接的防衛機構として考察する。さらに、葉の被害程度に対応したイヌガラシの繁殖

パターンの変化をアリによる間接防衛機構との関連から論じる。

II. 材料・方法

イヌガラシ

春から初冬にかけて1-2 カ月単位で花茎を更新する中性植物であり、個体は複数の花茎をもつが、冬期と実生期はロゼットで過ごす(3章)。花は花序の先端で開花し、その寿命は1~数日である(Muraoka & Watanabe, 1994)。受粉すると軟らかい膜質の果皮を持つ長角果が成熟する。根断片から容易にクローンを再生するため、氾濫原のほか道端や畑の人為的な攪乱地にも多くみられ、強害草として知られる(北村・村田, 1961; 木俣, 1986)。

モンシロチョウとスジグロシロチョウ

幼虫期には栽培種を含む多くのアブラナ科植物を食草とし、4~10月に発生する。京都では前者は年6化、後者は年4化の生活環を持つ(Ohsaki & Sato, 1990)。良質のアブラナ科植物資源の総量が減る夏には、両種ともイヌガラシをよく利用する(Ohsaki, 1979; Ohsaki & Sato, 1994; Yano & Ohsaki, 1993)。両種の幼虫は、孵化した寄主植物の株サイズが十分に大きければ、同じ株上で成長を完了する寄生者タイプ(Thompson, 1988)の植食者と思われる。

主要植食性昆虫による推定食害量の変動

イヌガラシを利用する植食性昆虫各種の消長を調べるため、1990年の6~11月にかけて調査地B, E, F, I内の約10,000m²の調査区で月2回の調査を行なった。調査時ごとに花茎の高さが15cm以上の100株を手当たり次第に抽出した。株上でみられたアブラムシ類を除く全ての植食性昆虫について、体長または3つのグレードに分けた発育段階を記録した(表6-1)。幼虫の同定とイヌガラシを摂食す

表6-1 イヌガラシの主要植食性昆虫種による食害量の推定に用いた近似式
と平均摂食量

(植食性昆虫種)	(近似式)
モンシロチョウ	$C=8.58L^2-91.92L+320.35$
スジグロシロチョウ	$C=2.73L^2-25.87L-177.28$
ヒロバコナガ	$C=3.58L^2-8.80L-0.73$
コナガ	$C=3.58L^2-8.80L-0.73^*$
セグロカブラハバチ	$C=3.56L^2-3.32L-4.46$
カブラハバチ	$C=3.56L^2-3.32L-4.46^*$
ニホンカブラハバチ	$C=3.56L^2-3.32L-4.46^*$
ダイコンハムシ	(平均C ± S.E.)
(中齢幼虫)	32.4 ± 13.1
(老齢幼虫)	34.0 ± 14.7
(成虫)	61.6 ± 7.2
ホタルハムシ (成虫)	13.7 ± 2.9
キスジノミハムシ (成虫)	4.7 ± 0.6
シラハタキスジノミハムシ (成虫)	4.7 ± 0.6*
ナガメ**	
(中齢幼虫)	51.6 ± 17.1
(老齢幼虫)	54.7 ± 25.2
(成虫)	38.5 ± 12.6

C : 24時間内の個体当たりの摂食葉面積 (mm²)

L : 幼虫の体長 (mm)

* 近似式または平均摂食葉面積は、すぐ上の近縁種のもので代用した。

** 吸汁性の植食者だが、消費された葉肉部分の面積は同様に測定できた。

るかどうかの確認方法は3章になった。

次に、以下に示す主要植食者12種について、イヌガラシの葉を摂食させた場合の個体の日当たりの摂食量を測定した。それらの内訳は、モンシロチョウ、スジグロシロチョウのチョウ2種、ヒロバコナガ、コナガのガ2種、セグロカブラハバチ、カブラハバチ、ニホンカブラハバチのハバチ3種、ダイコンハムシ、ホタルハムシ、キスジノミハムシ、キスジノミハムシsp.のハムシ4種、およびナガメのカメムシ1種である。1990年8月に調査地B, E, F, Iのいずれかで主要植食者の各種を約30個体ずつ採集し、体長または上記の発育段階のグレードを記録して個体ごとに200mlのプラスチック容器に入れた。これに調査地Fで採取したイヌガラシの未食害葉を入れ、25℃の恒温条件下に24時間置いた。葉柄の切口は濡らした脱脂綿で包み、実験の前後に葉の輪郭をトレーシング紙上にシャープペンシルで記録した。消費された葉の部分の輪郭をデジタイザー(MYPAD-A3, Logitec)でなぞって摂食葉面積を算出した。

最後に、上記12種の主要植食者によるイヌガラシの被害量を推定するために、個体の体長と日当たりの摂食葉面積の回帰式、または発育段階のグレードごとの摂食葉面積の平均値を求めた。それらを用いて、野外で記録した各種の個体数とサイズを日当たりの摂食葉面積に換算した。4地点での調査結果を平均し、近縁種ごとに集計した。

モンシロチョウの生涯摂食量と株当たり資源量との比較

モンシロチョウの個体の生涯摂食量をイヌガラシの葉面積で測定した。1990年8月に調査地Fで採集したモンシロチョウ雌成虫から3章と同様の手順で卵を得た。孵化後24時間内の1齢幼虫8頭にイヌガラシの未食害葉を与えて上記と同様の手順で飼育し、各個体が蛹化までに摂食した総葉面積を同様の手順で測定した。

次に、野外のイヌガラシの株当たりの総葉面積を算出するため、3章で調査

したイヌガラシ個体のうち、ロゼットの幅が2cm以上の延べ6197個体の株当たりの可食部乾燥重量を葉面積に換算した。この換算には、調査地 I で採取した10 x 10mm の葉片20個の乾重の平均値を用いた。得られた株当たりの総葉面積のデータをモンシロチョウ個体の平均生涯摂食量を1単位とする頻度分布で表示することによって、イヌガラシ個体を食い尽くすために必要なモンシロチョウの幼虫数の分布を得た。

イヌガラシの食害率の頻度分布

植食性昆虫の活動期におけるイヌガラシの食害率を調べるため、1992年6月16日に調査地 B 内の林縁部沿いの500mで調査した。この調査区は少なくとも過去1年間攪乱を受けていないので、葉の損失を食害と見なせた。手当たり次第に抽出したイヌガラシの258株について、全ての葉と花序の食害率を6段階の点数(0, 1/10, 1/4, 1/2, 3/4, 1)で記録した。便宜上、葉と花序の大きさが全て等しいとみなしてこれらの点数を平均し、イヌガラシ個体ごとの食害率を得た。調査した個体の発育段階は開花期に斉一していた。

アリの誘引に果たす花の役割

アリがイヌガラシを選んで訪れることを確かめるため、開花中の顕花植物上のアリの密度を調べた。1991年5月22日と23日の11:00-12:00に調査地 D と H 内の約100m²の調査区で、イヌガラシを含む最も豊富な13種の顕花植物を50株ずつ手当たり次第に抽出し、植物上のアリ数を記録した。

次に、アリが花蜜を目的にイヌガラシを訪れることを確かめるために、花をつけた株と切除した株に対するアリの訪問頻度を調べた。実験する植物個体間の遺伝的な変異の影響を取り除くため、1992年3月に調査地 F で採取したイヌガラシ個体の主根を水で洗浄した後、150mgの根片に切り分けて消毒済土で満たした950mlのプラスチック鉢(以下鉢と略記する)に植えてクローン株を再生し

た。食害を防ぐため、これらを網室に入れ2～3日ごとに殺虫剤(*Takeda Sumithion*)を散布した。クローン株が開花期に達した5月25日に、花茎の高さが31cmで最も形の類似した2株を選んだ。それらを鉢内の土面の高さが地面と同じになるように、調査地Iの実験圃場の地面に20cm間隔で埋め込んだ。花茎以外のアリの侵入経路を断つため、周囲の草を刈った。以後2日間、一方の株の開花中の花を随時切り落とし(花切除株)、他方を対照株とした(開花株)。5月27日の11:00-12:00に、2株へのアリ訪問数を同時に記録した。アリの個体が花茎の基部を両方向に通過した時刻をストップウォッチで記録した。そして株へのアリの総訪問数と個体当たりの平均滞在時間を算出した。

次に、イヌガラシの花蜜量の季節的なパターンと日周パターンを調べた。1993年3月に調査地Fで根ごと採取したイヌガラシ20個体を個別に鉢に移植した。花茎が伸長する4月以降はアリと他の訪花性昆虫を排除するため、花茎基部にタングルフットの帯を作り、全ての鉢を網室の中に置いて実験に備えた。5～12月の間の1カ月ごとの調査日の12:00に、実験株からランダムに抽出した約20花から、 $1/2\mu\text{l}$ 容量のマイクロピペット(*Microcaps, Drummond*)を用いて蜜を採取して容積を測定した。また、蜜量の日周パターンを調べるために、7月28日の8:00-16:00の間の2時間ごとに約15花ずつをランダムに抽出して、同様の手順で蜜量を測定した。さらに、13:00に網室の周辺のイヌガラシから手当たり次第に抽出した60花についても同様に蜜量を測定した。それらの花には、アリや他の訪花性昆虫が自由に訪花していた。

アリによる防衛効果

イヌガラシ上のモンシロチョウの幼虫に対するアリの捕食効果を調べるため、アリの侵入する株と排除した株でモンシロチョウの生存率を比較した。1990年6月に調査地Iで花茎の高さが40cmで食害が軽微なイヌガラシ36株を根ごと採取し、網室内の地面に20cm間隔で移植した。このうちランダムに抽出した18株

から前述のようにアリを排除し(アリ排除株)、残りの半数は対照株とした(アリ侵入株)。網室の中ではアリ以外の捕食者は排除されていた。7月15日に調査地Fで採集したモンシロチョウの雌成虫8頭を網室内に放した。4日後にそれらを回収して、各株上の卵数を記録した。3齢以降の幼虫はアリの捕食を受けないため、2齢幼虫の生存数を記録した。

次に、アリによるイヌガラシの防衛効果を野外で検証するために、アリの存在の有無とイヌガラシの食害率の関係を調べた。1992年6月16日に調査地B内の前述と同じ林縁部沿いの500mの調査区で、先に食害率を調査したイヌガラシ株にアリがいるかどうかを調べた。直径3cmのアルミカップに砂糖3gと1-2mm角の魚肉ソーセージ片1g分を入れた簡易トラップを11:00から各株の花茎の基部付近の地面に設置してまわった。12:00からはそれらを設置した時と同じ順序で回収し、トラップの中にトビイロケアリがみられた場合には、そのイヌガラシ株を「アリ存在株」とした。この調査地では、他のアリの種は、イヌガラシの株上でみられなかったので無視した。前述の食害率の調査結果をアリ存在株とアリ不在株でを集計して平均食害率を求めた。

他の訪花性昆虫とアリとの関係

イヌガラシの自家受粉の能力を調べるため、全ての訪花性昆虫を排除した場合の結果率を測定した。1990年7月に調査地Iで開花前の花茎5本を抽出し、ナイロンゴースで花茎全体を封入した。花茎の開花が終了した約1カ月後に、0.3mmのメッシュのナイロンゴースを取り外して長角果数を記録した。成熟した長角果の数を長角果の全数で割って結果率を得た。

次に、アリがイヌガラシの他の訪花性昆虫の活動を阻害するかどうかを調べるため、アリ排除株とアリ侵入株で訪花性昆虫の密度を比べた。1992年5月に調査地Fからイヌガラシ100株を根ごと採取して鉢に移植し、それを調査地Iの中の平坦な地面に30cm間隔で埋め込んだ。全ての株が開花期にあった6月24日

に、交互に選んだ50株から前述と同様の手順でアリを排除し(アリ排除株)、残りは対照区(アリ侵入株)とした。翌日の8:00-17:00の間の1時間ごとに、各株上で観察されたアリと他の訪花性昆虫の総個体数を記録した。

食害歴の異なる個体に対するモンシロチョウの反応

イヌガラシの個体間の遺伝的な質的変異が、異なる食害率をもたらすかどうかを検討するため、野外で食害率の異なったイヌガラシ個体から再生したクローン株に対するモンシロチョウの産卵選好性と幼虫の生存率を比較した。1993年6月に調査地Bで全く食害されていないイヌガラシの個体(0%食害株)と、葉と花序を全て食害されて茎だけが残る個体(100%食害株)を探して、その中から花茎の高さがともに50cmである2個体を選んで根ごと採取した(図6-1)。それらを鉢に移植し、株上に残る葉、花序、長角果を全て切除した。食害を受けずに両株が再生するように、鉢を網室に入れ2～3日ごとに殺虫剤を散布した。

新葉が十分に展開した7月6日、株上の殺虫剤を水で洗浄した後、両株の葉面積を同じにするために、株上の葉の長さの2乗の合計が同じになるように両株から何枚かの葉を葉柄で切除した。葉柄の切口は実験用フィルムで密封し、モンシロチョウの産卵選好性に影響しないようにした。両鉢を網室の中に東西方向に50cm間隔で置き、調査地Fで採取したモンシロチョウの雌成虫8頭を網室内に放した。網室の4隅には、ヒメジョオン(*Erigeron annuus* (L.) Pers)をチョウの蜜源用に植えた。6:00-18:00の間の2時間ごとに鉢の配置を入れ替えた。2日後に雌成虫を全て取り除いた後、両株上の卵数を数えた。

両株上の全ての卵を除去した後、両株を次の幼虫の生存実験に用いた。調査地Fで採取した雌成虫より3章と同様の手順で卵を得た。7月13日に孵化後24時間内の1齢幼虫25頭ずつを両株上に移植し、ナイロンゴースで株全体を封入して幼虫を閉じ込めた。葉がほぼ食い尽くされた6日後、両株上の3齢幼虫の生存数を記録した。

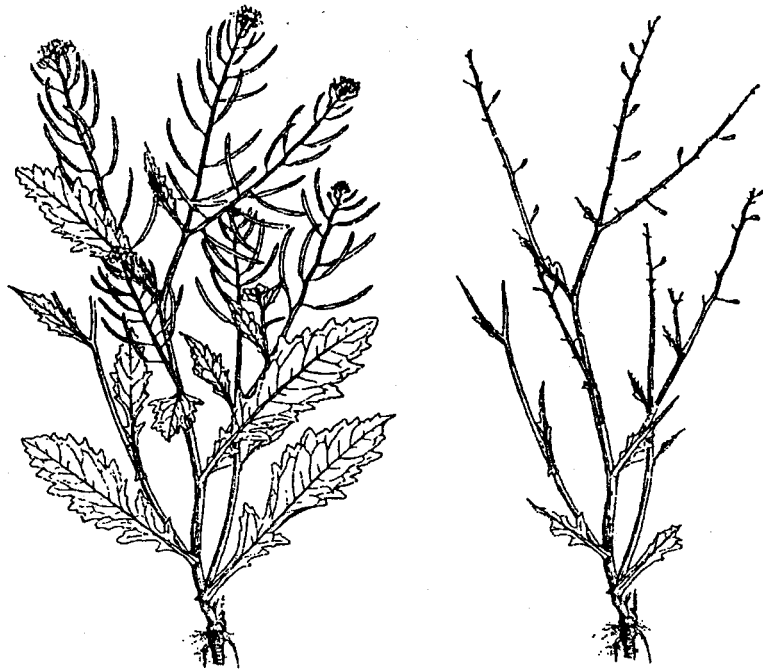


図6-1 イヌガラシの「0%食害株」(左)と「100%食害株」(右)

植食性昆虫の活動期には、ほとんど食害されていないイヌガラシ個体から、葉と花序を全て食害されて茎だけが残る個体までがみられる。

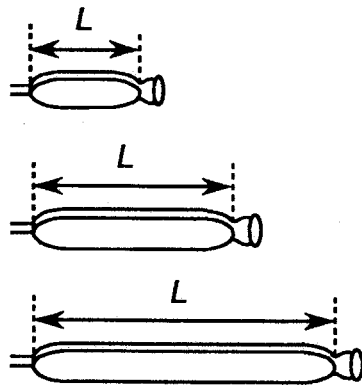


図6-2 イヌガラシの完熟長角果の模式図

長角果の体積は長さ(L)で代用できた。

切葉にともなう繁殖投資の変化

葉の損失量の違いに対して、イヌガラシの繁殖投資が変化することを調べるため、ハサミでイヌガラシの葉に被害を与える実験を行なった。実験する植物個体間の遺伝的な変異の影響を取り除くため、1992年3月に調査地Fで採取したイヌガラシ個体の主根を水で洗浄した後、150mgの根片60個に切り分けた。各根片を消毒済土で満たした200mlの育苗用ポットに植えてクローン株を再生した。食害を防ぐため、ポットを網室に入れ2～3日ごとに殺虫剤を散布した。各株から花茎を1本だけ伸長させるため、2つ目以降の根芽は全て初期の段階で切除した。花茎の伸長後に第1花が開花した株から順に以下の3つの処理を施した。(1)無処理(切葉面積率0%) (2)全ての葉を葉長の半分の長さで切除(切葉面積率50%) (3)全ての葉を葉柄から切除(切葉面積率100%)。花茎上で完熟した長角果は、随時その長さを測定した(図6-2)。花茎の開花が終了した時点で、残った全ての長角果の長さを測定し、根を地上部から切り離した。根は注意深く水で洗浄して濾紙上に置き、室温下で半時間自然乾燥した後に、根生重を電子天秤で測定した。実験期間は5月20日～7月9日にわたった。

最後に、根生重と有性繁殖の相関を調べるため、異なる生重の根片クローンから再生した株の繁殖活動を追跡した。実験する個体間の遺伝的な変異の影響を取り除くため、1993年3月に調査地Fで採取したイヌガラシ個体の主根を水で洗浄した後、9 - 399mgの異なる生重の根片16個に切り分けた。各根片を消毒済土で満たした200mlの育苗用ポットに植えてクローン株を再生した。ポットは前述と同様に網室に入れ2～3日ごとに殺虫剤を散布した。2つ目以降の根芽は全て初期段階で切除した。全ての株の開花が終了した同年の12月8日まで、開花数と完熟した長角果の長さを株ごとに記録した。同日に、根生重を同様の手順で測定した。

III. 結果

1. イヌガラシの主要植食性昆虫による被害の推定

(1) 主要植食性昆虫による推定食害量の変動

イヌガラシを利用する主要植食性昆虫種は12種だった(図6-3)。それらの各種の体長と日当たりの摂食葉面積の回帰式、または発育段階のグレードごとの摂食葉面積の平均値を用いて(表6-1)、各種によるイヌガラシの被害量を推定した結果、ほぼ1年を通じてモンシロチョウ属のモンシロチョウとスジグロシロチョウの2種の幼虫による被害が突出していた(図6-4)。

(2) モンシロチョウの生涯摂食量と株当たり資源量との比較

イヌガラシの葉を摂食させた場合のモンシロチョウの個体の生涯摂食葉面積は平均すると 6796.5mm^2 だった。これを1単位とする頻度分布でイヌガラシの個体当たりの葉面積を表示し、イヌガラシ個体を食い尽くすために必要なモンシロチョウの幼虫数の分布を得た(図6-5)。その結果、1ないし2頭のモンシロチョウ幼虫がイヌガラシ上で発育を完了すれば、ほとんどのイヌガラシ個体は食い尽くされることがわかる。

(3) イヌガラシの食害率の頻度分布

植食性昆虫の活動期の6月におけるイヌガラシの食害率は0から100%に及んだ。大部分のイヌガラシ個体の被害は軽微だったが、地上部が食い尽くしに近い大きな被害を受ける個体も多く、中間的な食害率の個体は少なかった(図6-6)。

2. アリを利用したイヌガラシの間接的防衛機構

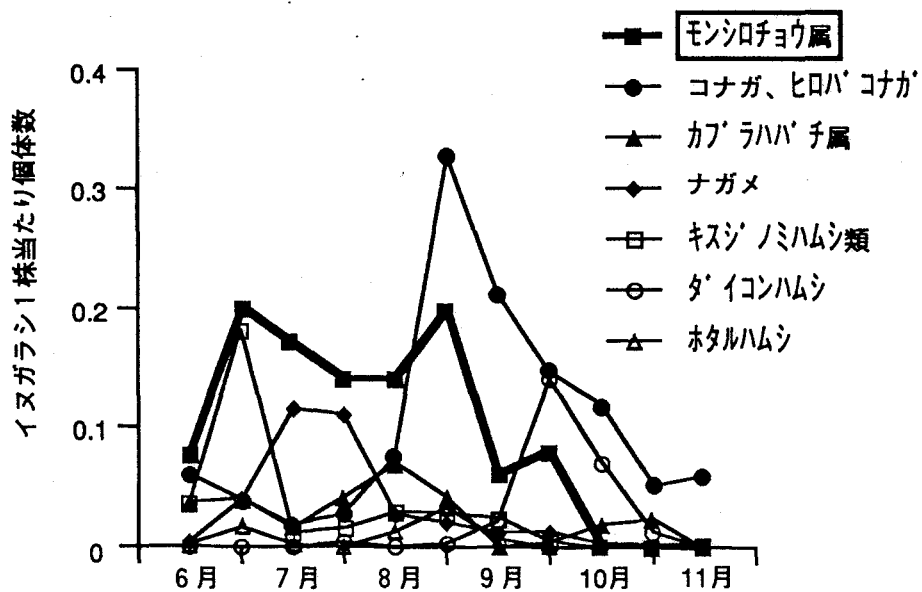


図6-3 イヌガラシの主要植食者の個体数変動

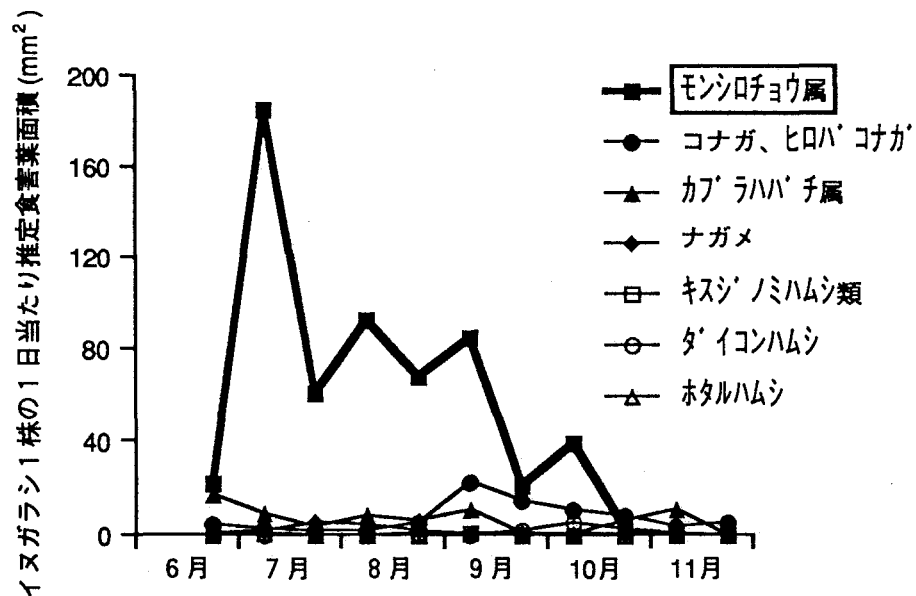


図6-4 イヌガラシの主要植食者による推定食害量の変動

イヌガラシ上の植食性昆虫各種の個体数とそれらの個体当たりの摂食葉面積の積からイヌガラシの食害量を推定した。

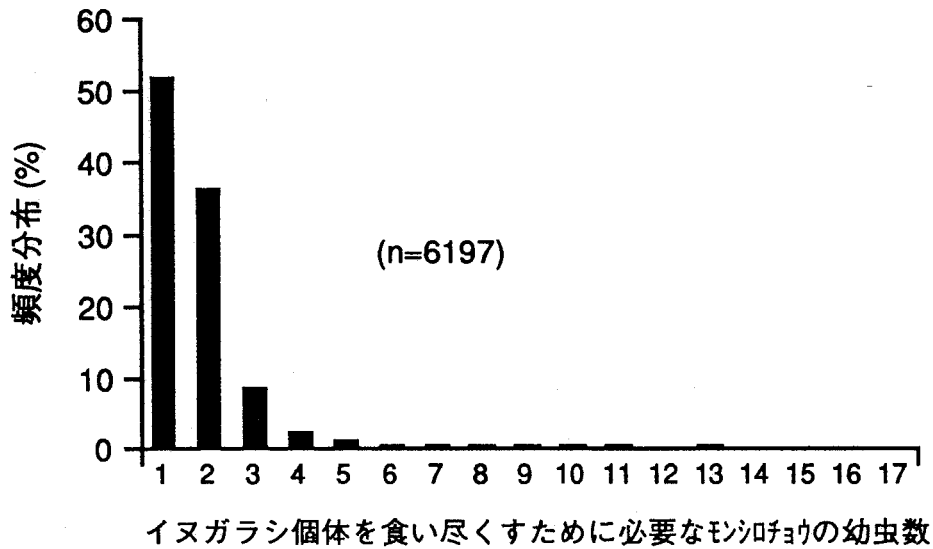


図6-5 イヌガラシの個体当たり葉面積とモンシロチョウ幼虫の生涯摂食量の比較

イヌガラシ葉を摂食させた場合のモンシロチョウ個体の平均生涯摂食葉面積(6796.5mm²)を1単位とする頻度分布でイヌガラシの個体当たりの葉面積を表示した。横軸の数字は、イヌガラシ個体を食い尽くすために必要なモンシロチョウの幼虫数を示す。

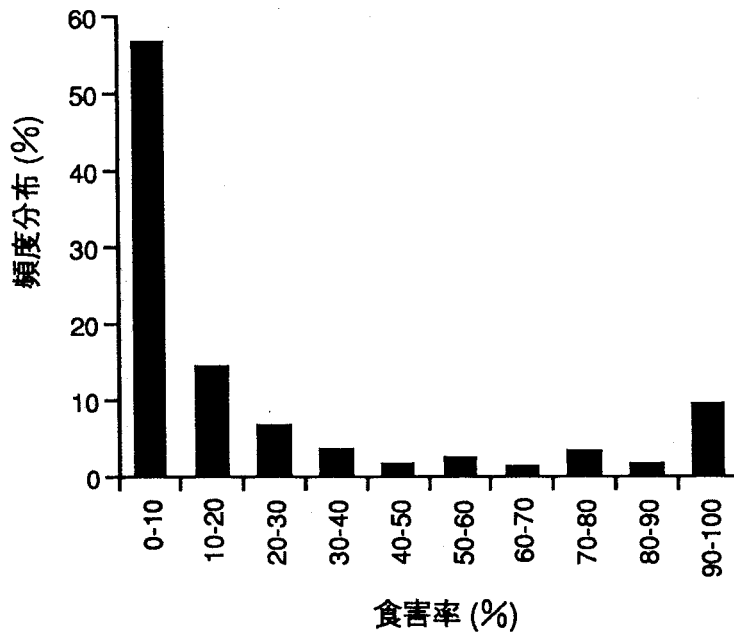


図6-6 イヌガラシの食害率の頻度分布

(1) アリの誘引に果たす花の役割

アリがイヌガラシを選んで訪れることを確かめるため、顕花植物上のアリ密度を2地点で調べた。それぞれの地点で最も豊富な13種の顕花植物種のうち、イヌガラシやカラスノエンドウという特定の植物種上でアリの密度は極端に高かった(表6-2)。カラスノエンドウは花外蜜腺を持つ(e.g. Koptur & Lawton, 1988)。したがって、イヌガラシはそれに匹敵するアリの誘引効果を持つことが分かった。イヌガラシの花蜜を利用するアリは複数種に及んだ。また、同種のアリもイヌガラシ以外の蜜源を利用していた。

次に、アリが花蜜を目的にイヌガラシを訪れることを確かめた。実験圃場の中の調査地点では、クロヤマアリとアメイロアリの2種がよくみられた。花切除株では、開花株に比べてアリの訪問数と総滞在時間がはるかに小さかった。開花株上でのアリ個体の平均滞在時間は、クロヤマアリで2'11"、アメイロアリで6'44"だった。開花株上では観察1時間のうち40分以上はいずれかの種のアリの個体が滞在していた(表6-3)。以上より、アリは花蜜を目的にイヌガラシを訪れることが明らかである。

訪花性昆虫を排除した場合の花蜜量の季節的なパターンは、モンシロチョウ属による被害量の多かった5-9月(図6-4を参照)にかけて多く、それ以降は減少した(図6-7)。イヌガラシの花蜜量は日中には徐々に増加し、花蜜が小出しにされることを示した(図6-8)。一方、網室外のイヌガラシの花の平均蜜量ははるかに低く($0.01 \mu\text{l}/\text{花}$)、野外では花蜜が恒常的に消費されることを示唆した。なお、花蜜のショ糖換算糖度は70%以上だった。

(2) アリによる防衛効果

イヌガラシ上のモンシロチョウの幼虫に対するアリの捕食効果を調べるため、アリ排除株と侵入株で2齢までのモンシロチョウの生存率を比較した。実験中には、アメイロアリとトビイロケアリがモンシロチョウの卵と1-2齢幼虫を捕食す

表6-2 イヌガラシをとりまく顕花植物上のアリ密度。アリの種名の略号は以下のとおり：Pf (アメイアリ), Ln (ヒメイロアリ), Ff (クロヤマアリ), Cl (ヤシガラアリ), Cm (ハリガトリガラアリ), Mg (カドガラアリ), U (捕獲失敗につき不明)。*印は花外蜜腺を持つ植物。

調査地A							調査地B			
顕花植物種	アリ種						顕花植物種	アリ種		
	Pf	Ln	Ff	Cl	Cm	Mg		Ln	Ff	U
イヌガラシ	28	5	2	0	1	0	イヌガラシ	36	0	1
オランダガラシ	1	0	0	0	0	0	レンゲソウ	2	2	0
シロイヌナズナ	0	0	0	0	0	0	シロツメクサ	2	0	0
シロツメクサ	0	1	0	0	0	0	コメツブツメクサ	0	0	0
カラスノエンドウ *	0	89	0	0	0	0	カラスノエンドウ *	89	1	0
ハハコグサ	2	0	0	0	0	0	ハルジオン	2	0	0
オニタビラコ	0	3	0	0	0	0	タチイヌノフグリ	0	0	0
タチイヌノフグリ	0	0	0	0	0	0	オオイヌノフグリ	0	0	0
オオイヌノフグリ	0	0	0	0	0	0	トウバナ	0	0	0
トウバナ	0	0	0	0	0	0	ホトケノザ	3	0	0
ウシハコベ	1	1	0	0	0	0	ウシハコベ	0	0	0
ヤブヘビイチゴ	0	8	0	1	176	4	ヒメヘビイチゴ	0	0	0
キウリグサ	0	0	0	0	0	0	オヤブジラミ	5	0	0

表6-3 花切除株と開花株に対するアリの訪問頻度

訪問数は観察1時間中に株に出入りしたアリの延べ数を示し、総滞在時間は、観察中に株上の何処かに少なくとも1頭以上のアリが存在した時間を示す。総滞在時間はイヌガラシ上での探索時間を含む。

アリ種		処理	
		花切除株	開花株
クロヤマアリ	訪問総数	1	15
	総滞在時間	0'09"	32'01"
	個体当たり平均滞在時間	0'09"	2'11"
アメイロアリ	訪問総数	0	3
	総滞在時間	—	20'13"
	個体当たり平均滞在時間	—	6'44"
2種の訪問総数		1	18
2種の総滞在時間		0'09"	40'32"

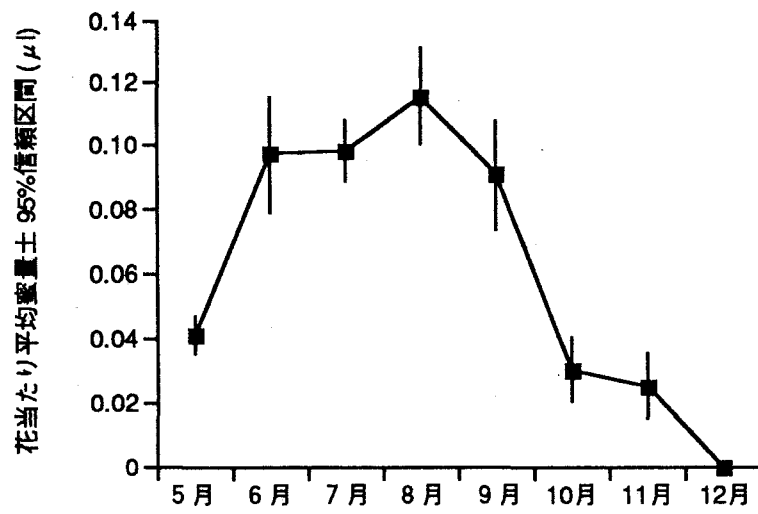


図6-7 イヌガラシの花蜜量の季節変化

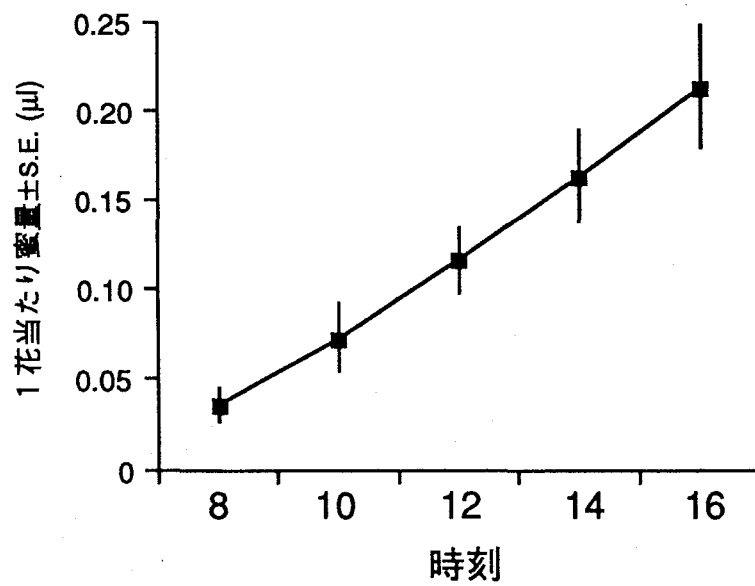


図6-8 イヌガラシの花蜜量の日周変化

るのが確認された。アリ排除株でのモンシロチョウ 2 齢幼虫の生存率(33.9%)は、アリ侵入株(10.5%)よりも有意に高かった(表6-4, $P < 0.001$, χ^2 検定)。

アリによるイヌガラシの防衛効果を野外で検証するために、アリ存在株とアリ不在株の食害率を比較した。アリ存在株の平均食害率は、不在株より有意に低かった(図6-9, $P < 0.01$, Mann-Whitney U検定)。さらに、食害率が90-100%で繁殖器官まで食い尽くされたイヌガラシ個体の頻度も、アリ存在株の方で有意に低かった($P < 0.01$, χ^2 検定)。したがって、アリが植食性昆虫を排除してイヌガラシを間接的に防衛しているようである。

(3) 他の訪花性昆虫とアリとの関係

イヌガラシは訪花性昆虫を全て排除しても100%に近い結果率を示す、自家和合性植物である(表6-5)。イヌガラシの花蜜腺は、萼の内側の花卉の基部間に位置する。トビイロケアリやクロヤマアリは萼の外側から頻繁に吸蜜するが、その際に体表が葯に触れないので、彼らは盗蜜者と考えられる(図6-10)。したがって、アリの採餌活動が他家受粉を媒介する送粉者の活動を妨害すれば、イヌガラシは近交弱勢のために長期的な不利益を受けるかもしれない。

そこで、アリ排除株とアリ侵入株で訪花性昆虫の密度を比べたところ、両者間に有意差はなかった(図6-11)。アリ以外の訪花者は双翅目とアリを除く膜翅目が大部分を占めた。この中に送粉者が含まれたとしても、その活動は妨害されないだろう。したがって、アリの活動はイヌガラシの有性繁殖を妨げないと考えられた。

3. 食害率に対応したイヌガラシの繁殖投資戦略

(1) 食害歴の異なる個体に対するモンシロチョウの反応

イヌガラシ個体間の遺伝的な質的変異が、異なる食害率をもたらすかどうか

表6-4 イヌガラシ上のモンシロチョウ幼虫に対するアリの捕食効果
2 齢幼虫の生存率は両グループ間で有意に異なる($p<0.001$, χ^2 検定)

処理	アリ排除株	アリ侵入株
2 齢幼虫 生存率(%)	33.9 (n=295)	10.5 (n=238)

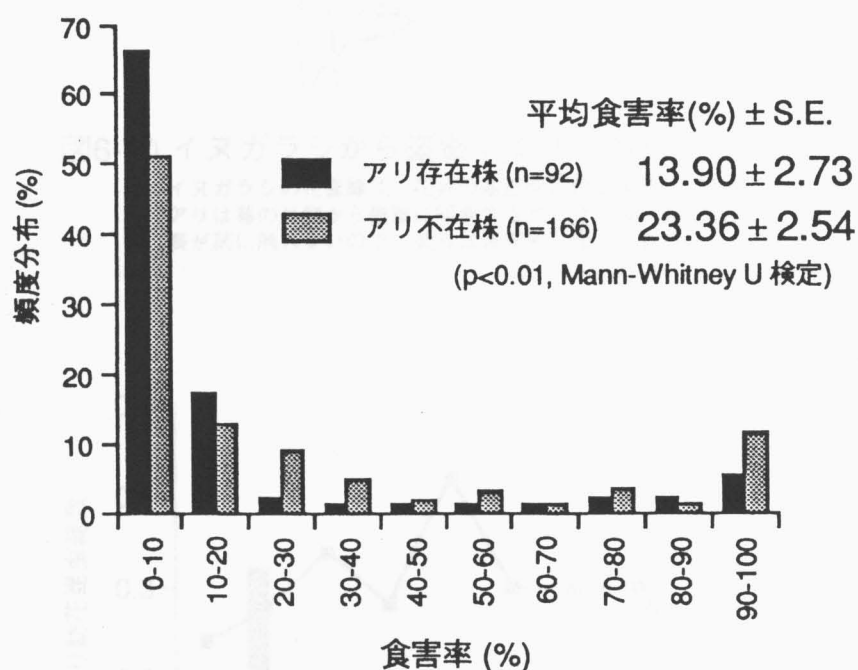


図6-9 ビロウアリの存在とイヌガラシの食害率の関係

表6-5 訪花性昆虫を排除した場合の結果率

結果率は、結実角果数/花数で示した。

株No.	花数	結実角果数	結果率(%)
1	27	26	96.3
2	91	91	100.0
3	114	113	99.1
4	115	111	96.5
5	151	146	96.7

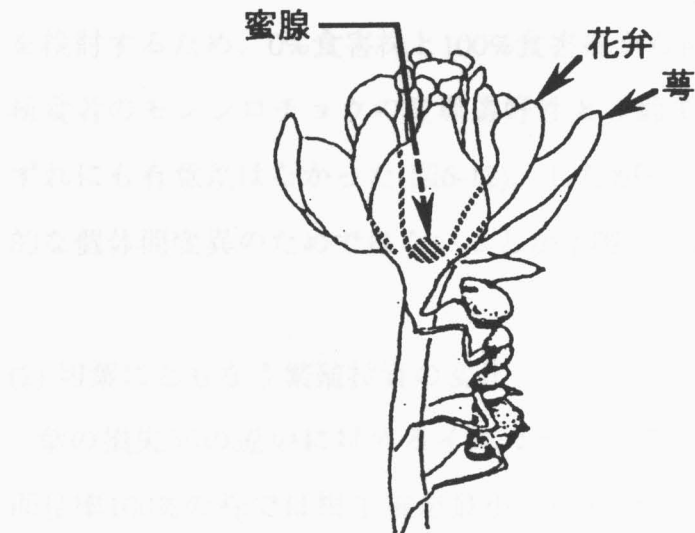
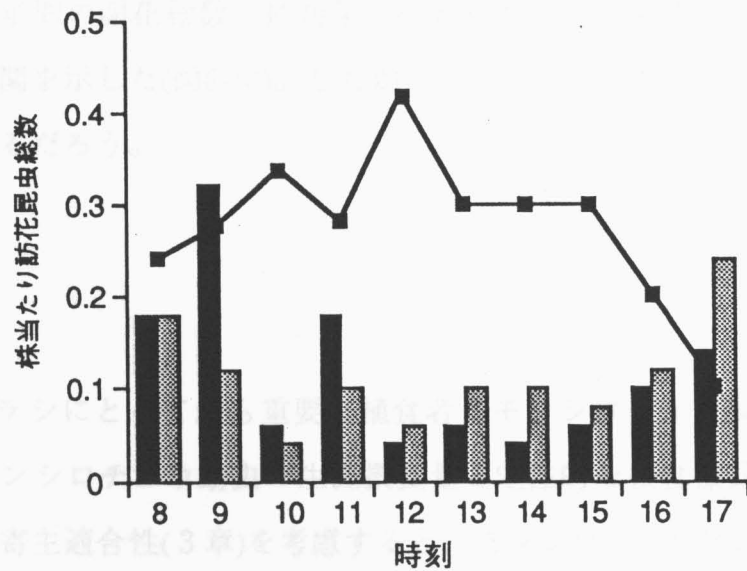


図6-10 イヌガラシから盗蜜するトノケアリ

イヌガラシの花蜜腺は、花弁の基部間に位置する。アリは萼の外側から頻繁に吸蜜するが、その際に体表が葯に触れないので、彼らは盗蜜者と考えられる



1日の平均訪花昆虫総数 ± S.E.

■ アリ排除株 (n=50)	1.18 ± 0.16	NS
▨ アリ侵入株 (n=50)	1.14 ± 0.16	
—■— アリ侵入株上のアリ個体数		

図6-11 他の訪花性昆虫に対するアリの活動の影響

を検討するため、0%食害株と100%食害株から再生したクローン株に対する主要植食者のモンシロチョウの産卵選好性と3齢までの生存率を比べたが、そのいずれにも有意差はなかった(図6-12)。したがって、野外での異なる食害率が遺伝的な個体間変異のためではないことが示唆された。

(2) 切葉にともなう繁殖投資の変化

葉の損失率の違いに対するイヌガラシの繁殖投資の変化を調べた結果、切葉面積率100%の株では根生重が最小となり($P<0.05$, DNMR)、その一方、長角果数とその総延長が最大となった($P<0.05$, DNMR)(図6-13)。実験期間中には葉がほとんど補償されなかったので、切葉面積率100%の株では、根の成長が犠牲にされて種子生産への投資量が増えたことがわかる。

最後に、根生重と有性繁殖のパラメータの相関を調べた結果、初期根生重の大きさは年間の開花総数、長角果の総延長および繁殖期間後の根生重とそれぞれ正の相関を示した(図6-14)。したがって、根生重の減少はその後の繁殖活動を低下させるだろう。

IV. 考察

イヌガラシにとって最も重要な植食者はモンシロチョウ属の幼虫だと考えられた。モンシロチョウ幼虫の生涯摂食量と定住的な摂食様式、イヌガラシに対する高い寄主適合性(3章)を考慮すると、モンシロチョウ属に産卵されたイヌガラシ個体は、その卵または幼虫が外的要因で死亡しない限り激しく食害されるだろう。モンシロチョウ属の老齢幼虫は、イヌガラシの葉序を食い尽くすと次に花序や長角果も食害するので、その食害が選択圧となることは明白である。

しかし、イヌガラシの花蜜を目的に訪れるアリがモンシロチョウ属の若齢幼虫を排除することによって、成長した幼虫がもたらす大きな被害を未然に防ぎ、

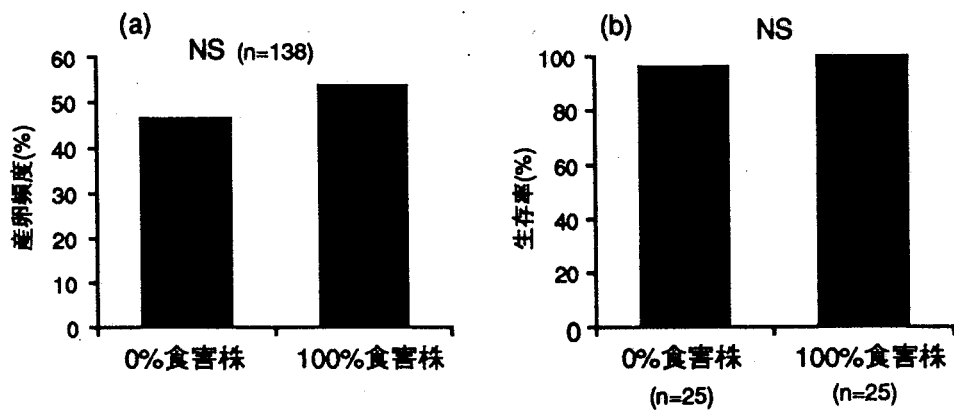
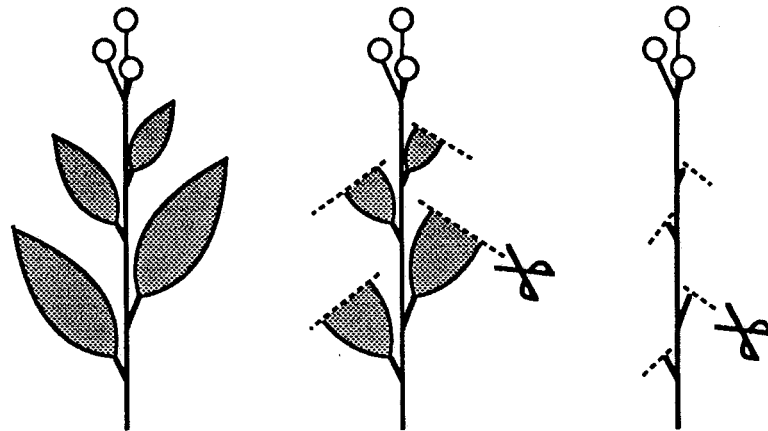


図6-12 野外で食害率の異なったイヌガラシ個体に対するモンシロチョウの反応。(a)雌成虫の産卵選好性 (b) 3 齢幼中の生存率

図6-13 切葉面積に対応したイヌガラシの繁殖投資量の変化



繁殖のパラメータ	切葉面積率(%)		
	0%	50%	100%
長角果数 (=花数)	34.0 b	35.6 ab	40.4 a
長角果総延長 (mm)	220.7 b	241.5 b	292.2 a
根生重 (g)	1.42 a	1.15 b	1.04 b

横方向の異なる文字間で有意差あり(P<0.05, DNMR)

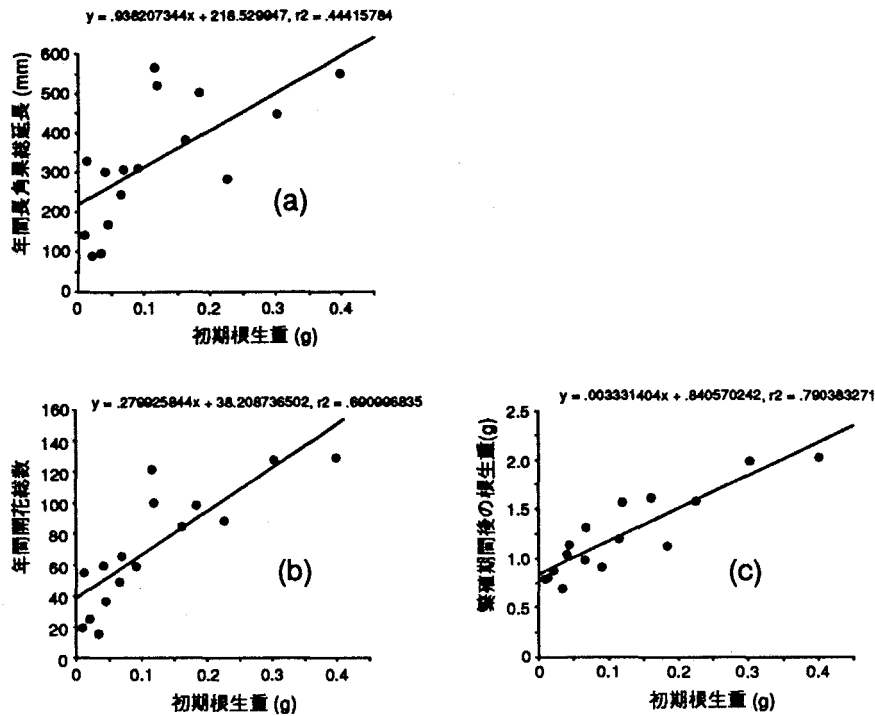


図6-14 イヌガラシの初期根生重とその後の繁殖の関係

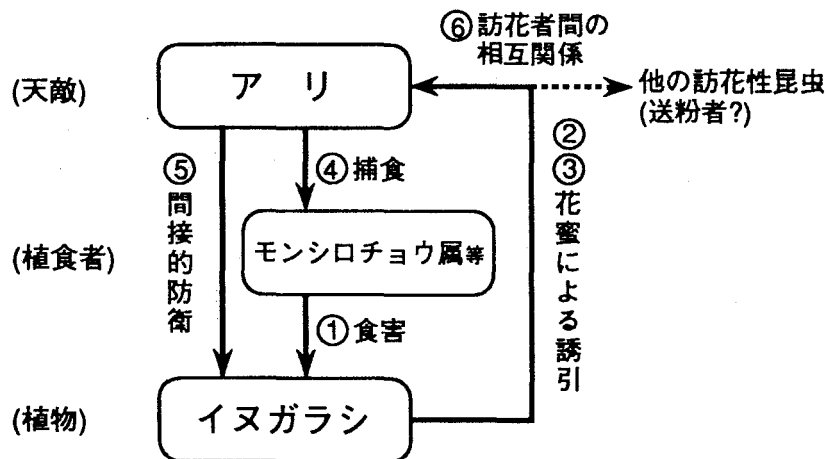


図6-15 イヌガラシ上の3栄養段階の相互関係

図中の各番号は実験結果の順序に対応する。矢印は、それぞれの行為の方向を示す。(1) モンシロチョウ属の幼虫はイヌガラシの最大の食害者であり、重大な被害を及ぼしうる。(2) アリは花蜜を求めてイヌガラシに誘引される。(3) イヌガラシの花蜜量の時間的なパターンは、アリの誘引に都合がよい。(4) アリはイヌガラシ上のモンシロチョウ属幼虫を捕食する。(5) アリはイヌガラシの食害率を低くする。(6) アリの活動は他の訪花者の活動を妨げない。

イヌガラシを防衛していた。また、イヌガラシが自家和合性であることと、アリが他の訪花性昆虫の活動に影響を与えないことから、アリの活動はイヌガラシの有性繁殖を妨げないと思われた(図6-15)。したがって、イヌガラシの花蜜はカラスノエンドウにみられる花外蜜腺のそれと同様に、植食性昆虫に対する間接的防衛機構として機能していると考えられる。

天敵を用いた間接防衛機構にも誘導防衛の例が知られ、食害後に防衛者に対する報酬を量的(Mound, 1962; Stephenson, 1982)や質的(Smith et al., 1990)に高めたり、探索の助けとなる信号化学物質を発する(Dicke & Sabelis, 1988)植物が報告されている。しかしイヌガラシの場合、アリの捕食がモンシロチョウ属に対して有効なのは、食害の開始前あるいは開始直後に相当する初期の発育段階である。したがって、忠実な防衛者とはいえないアリを食害前から誘引しておくためには、恒常的な報酬が必要となるだろう。

この観点からみると、イヌガラシの花蜜は都合よく分泌されている。花蜜量はモンシロチョウ属の被害量に同調するように季節変動していた。花蜜は小出しにされて一度に消費されない仕組みになっており、夜間も維持される(Muraoka & Watanabe, 1994)。そして開花中の花が複数の花茎の先端に位置するので、花蜜を求めるアリが常に株上をパトロールすることになる。

しかし、アリとイヌガラシの共生的関係は、アリと他生物間の多くの共生的関係と同じく、多種対多種の拡散共進化の産物だろう(Schemske, 1983; Huxley, 1986)。むしろ、アリが複数の植物や半翅目の蜜源に依存し、特定の植物構造に特殊化した探索行動を持たないがゆえに、植物体を隅々まで探索すると思われる。また、イヌガラシの花がアリの採餌に特殊化しているという証拠も希薄であり、他のアブラナ科植物上でアリがみられないのは、それらがアリの活動期の夏に花を持たないことが直接の要因と思われる。多回繁殖性や長い花期は、本来は特定時期に繁殖の保証されない予測困難な生育環境に対する適応とされるが(e.g. Taylor & Inouye, 1985; Ojala, 1985)、イヌガラシの場合、それらの特性

が花蜜でアリを誘引するための前適応となったのだろう。また逆に、植食性昆虫の食害が花期の延長に貢献したのかもしれない。

イヌガラシの食害率が高低の両極端に分かれたのは、摂食量が大きく定住性が高いというモンシロチョウ属の食害特性を反映すると思われる。それらがいないかアリの防衛が成功して若齢のうちに死亡すれば食害率は低くなり、アリの防衛をくぐり抜けた幼虫が株上で成長する場合に高くなると予想される。イヌガラシ個体の運命を両端のいずれかに分かつのは、植物個体間の遺伝的な違いのためではなく、アリの存在などの外的要因の違いのためと考えられた。アリに取り残されたイヌガラシ個体は、高い食害率を被りながら花茎の更新を続けるのだろうか。

イヌガラシは葉に大きな損害を受けると、根の成長を犠牲にしてまで種子繁殖への投資を増やした。根の現存量を犠牲にした過補償は、その花茎世代の種子を増産しても、次世代以降の大幅な種子減産につながり(Hartnett, 1989)、植物個体は長期的不利益を被ると考えられる(Belsky, 1986; Hartnett, 1989)。また増産される種子が食害される可能性もある。

しかし一方、増産された種子はその分散と休眠により、生育環境からの時空間的な脱出機会を増やすだろう。また花数の増加も、他家受粉による配偶子の分散機会を増やすだろう。悪い生育環境からの「脱出」による利益が短期的過補償のコストを上回るならば、この反応をアリまかせの防衛を補完する条件付け戦略と考えることもできる。つまり、食害率が低い場合はイヌガラシはその好適な生育環境に「根を下ろして」多回繁殖し、アリ不在などの理由で高い食害率を被る場合は、それが生育環境悪化の指標となり、種子増産による脱出につながるのではないか。

勿論、このような繁殖投資配分の変化は、葉の損失に伴う消極的な資源再配分の結果(e.g. Bryant et al., 1983; Bazzaz et al., 1987)とも考えられるが、複数の繁殖経路を持つ多回繁殖型植物で、食害程度が生育環境に左右される場合、不適

な環境からの「積極的脱出」(cf. Berryman, 1988)として説明できる、普遍的現象かもしれない。

第7章 総合考察

植物と植食者の関係を扱った従来の研究は、そのどちらか一方に偏った観点に立ったものだったが、本研究ではアブラナ科野生植物とそれを利用する植食性昆虫を対象に、植物と植食者の双方の観点から相互作用を論じた。

まず、植食性昆虫の観点からみると、彼らがアブラナ科植物資源を利用するためには、二重の障壁を突破せねばならないだろう(図7-1)。まず、アブラナ科植物に共通するカラシ油配糖体という化学防衛物質が第一の障壁となって、潜在的な植食者の大部分がアブラナ科植物資源から排除されていると考えられる(Feeny, 1975; Rhoades & Cates, 1976)。カラシ油配糖体に前適応してアブラナ科植物を利用するようになった植食者の一部が、さらにこの化学防衛物質の解毒能力などを高めてアブラナ科に特殊化したスペシャリストになったと考えられる(cf. Ehrlich & Raven, 1964; Levins & MacArthur, 1969)。アブラナ科以外にも寄主植物を持つジェネラリストは、低濃度のカラシ油配糖体を克服できるが(Blau et al., 1978; Renwick, 1988)、高濃度のカラシ油配糖体への耐性は、アブラナ科のスペシャリストには及ばない(Van Emden, 1972)。これは、カラシ油配糖体の解毒能力を高めることが、それ以外の化学防衛物質の代謝能力を低下させ、植食者の食性幅が狭くなった結果を反映すると思われる。アブラナ科植物に特殊化して以前の寄主植物の利用能力を失った植食者は、それらを利用する同種の個体群と生殖的に隔離され(cf. Bush, 1975)、アブラナ科のスペシャリストが種分化したと考えられる。

さらに、全てのアブラナ科野生植物は、夏枯れするフェノロジーによる食害回避や餌としての悪い質的条件による直接防衛か、またはアリを用いた間接防衛という、カラシ油配糖体を克服した植食者の利用を妨げる第二の障壁を備えていた。植食者が、これらの異なる防衛機構のいずれかに特殊化した生活史特性を持つことは、それ以外の防衛機構を持つ植物に対する利用能力を低下させ

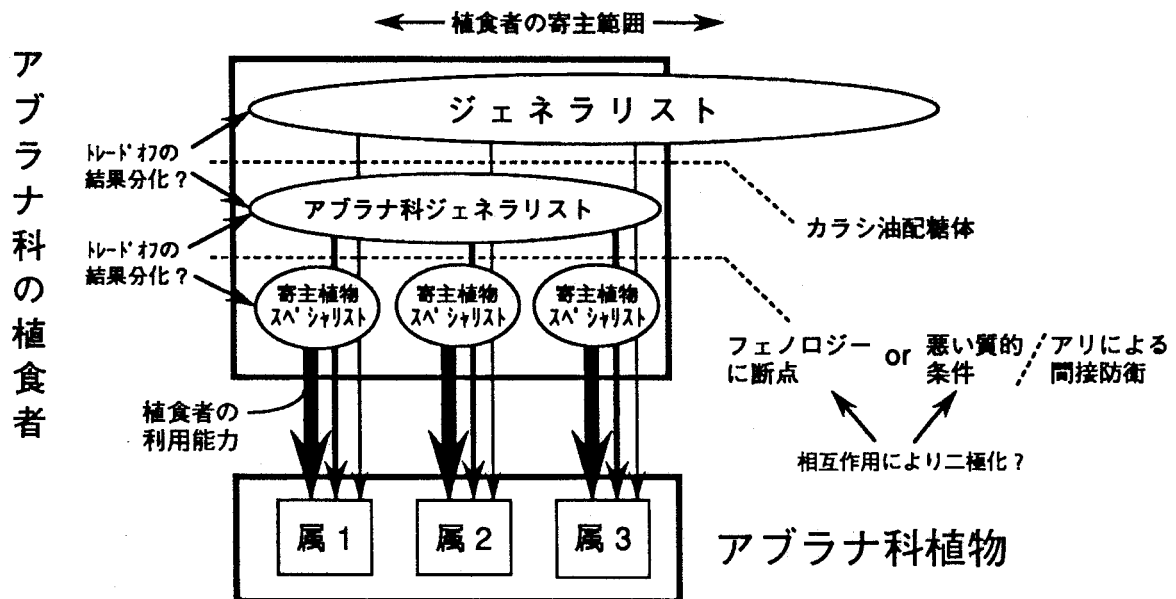


図7-1 アブラナ科野生植物と植食性昆虫の相互作用系

表7-1 アブラナ科植物の食害防衛機構に対応した寄主植物スぺシャリストの特性

植物	防衛機構	寄主植物スぺシャリスト	特性
オハ' タツバ' ナ ヒロハコンソウ	断点のあるフェノロジー	ニホンカ' ラハ' チ	生活環が同調*
ス' シロソウ ハクサンハタサ' オ	構成的な悪い質的条件	エゾ' スジ' ク' ロシロチヨウ	高い寄主適合性**
ワサビ	可動物質による悪い質的条件	ヘリジ' ロカラスノメイガ'	トレンチ行動

* Nagasaka (1992) ** Ohsaki & Sato (1994)

と思われる。このような植食者のさらなる適応のトレードオフの結果、アブラナ科内の特定属だけを利用する寄主植物スペシャリストと、アブラナ科内の複数属を利用するアブラナ科ジェネラリストが種分化したと考えられる。このことは、多くの寄主植物スペシャリストにアブラナ科ジェネラリストの近縁種が存在することからも推測できる。

寄主植物スペシャリストには、植物の異なる防衛機構への対抗適応を示唆する生理・行動的な特性が顕著にみられた(表7-1)。夏枯れするフェノロジーを持つBタイプの植物では、そのフェノロジーに生活環を同調させて夏眠するニホンカブラハバチ(Nagasaka, 1992)がみられた。悪い質的条件を持つCタイプの植物では、それが維持される機構の違いが寄主植物スペシャリストの特性に反映されているようだった。植食者にとって避けようのない構成的な悪い質的条件を持つハクサンハタザオでは、エゾスジグロシロチョウという寄主植物スペシャリストがみられる。この植食者は、寄生性天敵を回避するためにハタザオ(*Arabis*)属の植物に特殊化したと考えられているが、彼らはハタザオ属の植物を摂食した場合に、近縁種の植食者に比べて高い寄主適合性を示すことが知られる(Ohsaki & Sato, 1994)。また、可動物質によって葉の悪い質的条件が維持されると考えられたワサビでは、これをトレンチングで改善できるヘリジロカラスノメイガが優占種となっていた(5章)。

アブラナ科内の多くの植物種を利用するアブラナ科ジェネラリストは、特定の植物種に対する利用能力にかけては、それらに特殊化した寄主植物スペシャリストに及ばないと思われる。しかし、彼らの多くは高い分散能力を持ち、たまたま到達した質的条件の良いアブラナ科植物資源を利用していると考えられる(e.g. Nagasaka, 1991)。アブラナ科ジェネラリストの多くが良質のアブラナ科植物資源であるアブラナ科作物の害虫になっているのは、こうした特性のためだろう。

アブラナ科植物を利用する植食性昆虫群集において、食性幅の狭い植食者は

どその種数と個体数の比率が高いという事実は(3章)、彼らがアブラナ科やその中の特定属の植物へ特殊化することによって、より高い植物の利用能力を得られることを示唆している。しかし、アブラナ科植物のもつ二重の食害防衛機構に対する適応のトレードオフにより、植食者すべてが狭食化しない結果として、アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の多様な食性幅が生じ、こうした植物と植食者の個別の相互作用の集積が、植物種ごとに異なる植食者の群集構造を形成していると考えられた(図7-2)。

自由生活を送る外部摂食者は、寄主植物との親密度が低いため(Mattson et al., 1988)、進化の過程で自由に寄主植物を変更してきたと思われる(Futuyma, 1983; Mitter & Brooks, 1983)。アブラナ科植物を利用する植食者の大部分がそのような生活様式を持つため(図3-2参照)、彼らの食性幅のパターンが適応的な観点からよく説明できると考えられた。なおアブラナ科植物を利用する植食者群集の大部分が自由生活を送る外部摂食者だという状況は、多くのアブラナ科植物の組織が短命なために、内部食性や固着性の生活様式を持つ植食者の利用が制限される結果とも考えられるので、木本などを利用する植食性昆虫群集のパターンとの比較が望まれるだろう。

次に植物について考えると、調査した全てのアブラナ科野生植物種は、何らかの食害防衛機構を備えて食害を軽減しているようだった。たまたま夏に残ったBタイプの植物個体は、フェノロジーで食害を回避していない良質の資源であり、間接的な防衛機構も持たないため、アブラナ科のスペシャリストに対して有効な防衛機構を持たない唯一のケースとみなせる。これらの植物だけが激しく食害される事実(3, 4章)は、上記の結論を裏付けるだろう。さらに、オオバタネツケバナは夏枯れするフェノロジーで食害を回避する一方で、種子食者に対しては、長角果の果皮の物理的特性を活用した誘導防衛機構を持つようだった。またイヌガラシも花蜜で防衛者のアリを誘引する間接防衛機構を持つ一方で、高い食害率を受けると種子を増産して生育場所を脱出することが示唆され

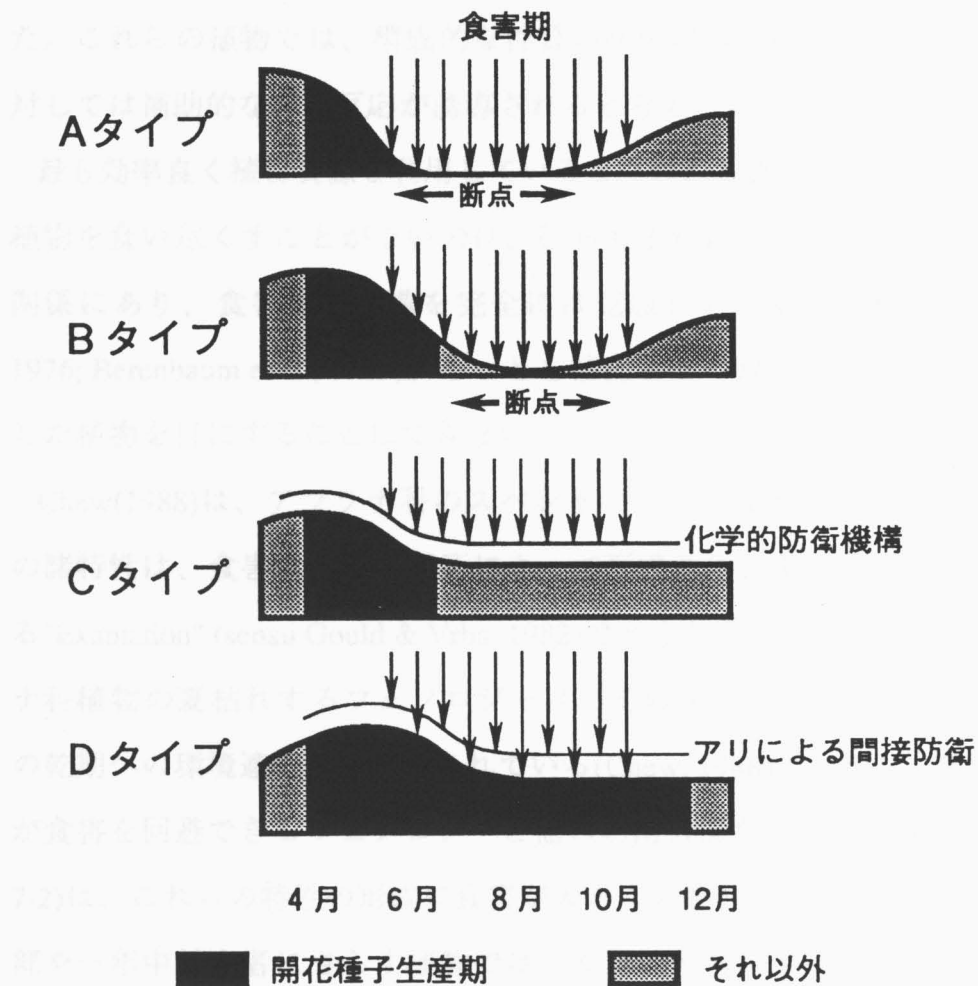


図7-2 アブラナ科植物のフェノロジーと防衛機構の対応

た。これらの植物では、構成的な性質の防衛機構に加え、生存を脅かす食害に対しては補助的な防衛反応が誘導されると考えられた。

最も効率良く植物資源を利用していると思われる寄主植物スペシャリストが、植物を食い尽くすことがないのは、彼らもまた寄主植物との敵対的な共進化の関係にあり、食害防衛機構を完全には克服していないためだろう (e.g. Feeny, 1976; Berenbaum et al., 1989)。もっとも植食者との敵対的な共進化に敗れて絶滅した植物を目にすることはできない。

Chew(1988)は、アブラナ科のスペシャリストの食害を妨げるアブラナ科植物の諸特性は、食害以外の選択圧によって形成され、現に防衛機構として機能する "Exaptation" (sensu Gould & Vrba, 1982) であると考えた。例えば、一部のアブラナ科植物の夏枯れするフェノロジーは、その起源地の地中海地域 (Hedge, 1976) の乾期への環境適応だと解釈されている (Chew, 1988)。しかし、アブラナ科植物が食害を回避できるフェノロジーと他の防衛機構を代替的に備えている事実 (図 7-2) は、これらの特性の形成に食害が大きく影響してきたことを示唆する。地上部を一年中植食者にさらす植物では、夏場の食害によって悪い質的条件や間接防衛機構が選択される一方、夏枯れするフェノロジーで食害を回避できる植物では、それらが選択されなかったのだろう。また逆に、質的条件の良い植物では、食害が夏枯れするフェノロジーの形成に貢献したとも考えられる。定期的な人為攪乱を受ける水田の雑草個体群が、他の生育場所の個体群と遺伝的に異なるフェノロジーを持つ事実 (Kimata & Sakamoto, 1982; Kobayashi et al., 1986) は、植物のフェノロジーが選択によって変容しうることを示す例である。

アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の大部分はアブラナ科だけを利用するスペシャリストなので (3 章)、アブラナ科植物の食害防衛機構の有効性は、同地域で共存する他のアブラナ科植物の防衛戦略の有効性に頻度依存的に影響されるだろう。このような植食者の食害を介したアブラナ科植物間の間接的な作用が、食害を回避できるフェノロジーと他の防衛機構を代替的にもつという、防

衛戦略の二極化を促したのではないだろうか(図7-1)。一方、花蜜によって防衛者のアリを誘引するイヌガラシを除けば、アブラナ科植物は、春に一斉に抽だいて開花するフェノロジーを持っていた(3章)。アブラナ科だけを利用する年多化性の植食性昆虫は、この短期に集中した資源を十分に利用できないため、大部分の植物は食害を免れるだろう(cf. Janzen, 1976; Augspurger, 1981)。このように一斉開花することの利点によってもたらされる安定化選択が、アブラナ科植物の花期が同調することの一因となっているのかもしれない。

アブラナ科植物のもつ食害防衛機構の種類は、植物自身のフェノロジーと密接に関連するようである。イヌガラシを例にとれば、花茎を絶えず更新するフェノロジーのために組織の寿命が短いので、それを量的な化学防衛機構で防衛することは不経済だろう(e.g. Coley et al., 1985)。その一方、夏期にまたがる特有の長い開花期間は、花蜜でアリを誘引するための前適応となったのだろう。同じくアリを用いた間接防衛機構として知られる花外蜜腺も、生理的な制約から量的な化学防衛機構を持つことができない植物組織における代替の防衛機構と考えられている(Aide, 1988)。

生物は進化の途上で直面する諸問題を常にあり合わせの材料を変形して解決してきたと考えられる(Jakob, 1977)。食害の淘汰圧に直面した植物も、手段を選ばずに今日まで防衛に成功してきたはずである(Baldwin, 1992)。この観点からみれば、植物組織中の様々な二次代謝物を転用した化学防衛機構と同様に、オオバタネツケバナの弾ける果皮やイヌガラシの花蜜のような形態レベルでのExaptationも、食害防衛機構の主要形態として注目されるべきだろう。

アブラナ科植物は野外では多くの他の植物群と混生するが、アブラナ科のスペシャリストはカラシ油配糖体を含む植物だけを利用するため(Feeny, 1977; VanEtten & Tookey, 1979)、両者の相互作用系は事実上は他の植物と植食者の系から独立している。したがって、この系でみられた両者の相互作用のパターンは、植物と植食性昆虫の敵対的な拡散共進化のモデルケースと考えられ、両者

の系統関係や生理機能の解明を目指す関連分野に対しても作業仮説を提供できるだろう。

要約

植物と植食性昆虫の多様な相互関係をいくつかのパターンに分けて認識することは、生物多様性の実態を解明する上で重要だろう。両者の関係を扱った従来の研究は、植物か植食者の一方の観点に立つものだったが、本研究ではアブラナ科野生植物とそれを利用する植食性昆虫を対象に、植物と植食者の双方の観点から相互作用を論じた。

植物種ごとの植食性昆虫群集の決定要因を説明することは、両者の相互作用に関する中心的命題である。本研究では、同地域内のアブラナ科野生植物10種の植食性昆虫群集の構造を各植物種の餌資源としての特性に基づいて説明した。まず、餌量の変動をもたらすアブラナ科植物のフェノロジーは、以下の4タイプに分けることができた。(A)秋から成長し、春先に種子を生産して枯れる一年草。(B)初夏までに種子を生産し、大部分の個体が夏に地上部を失う多年草。(C)初夏までに種子を生産し、地上部が一年中存在する多年草。(D)地上部が1年中存在し、春から初冬にかけて開花と種子生産を繰り返す多年草。AとBタイプの植物は、夏場の食害期に地上部を失い、CとDタイプは一年中地上部をもつのが特徴である。次に餌としての植物の質的条件を7種の植食性昆虫の寄主適合性によって相対的に評価した結果、A, B, Dタイプが優れ、Cタイプが一貫して悪かった。

アブラナ科を利用する植食性昆虫種は、アブラナ科以外にも寄主植物を持つ「ジェネラリスト」、アブラナ科内の複数属を利用する「アブラナ科ジェネラリスト」、アブラナ科内の特定属を利用する「寄主植物スペシャリスト」の3つのカテゴリーに分けることができた。各植物種を利用する植食性昆虫の種数と単位資源量当たりの総個体数を季節ごとに比較した結果、夏枯れるフェノロジーまたは餌としての悪い質的条件を持つ植物種は植食者にあまり利用されなかった。Aタイプの植物上では、たまたま世代の重なったアブ

ラナ科ジェネラリストやジェネラリストだけがみられ、BとCタイプの植物上では、寄主植物スペシャリストが優占する種多様度の低い群集構造がみられた。対照的に、Dタイプのイヌガラシと夏場に残るBタイプの一部の植物個体は多くの昆虫種に利用され、植物上ではジェネラリストやアブラナ科ジェネラリストの比率が高い種多様度の高い群集構造がみられた。しかし、イヌガラシ上の群集では植食者の総個体数が他の植物種と同程度に低かった。したがって、AとBタイプのような夏枯れするフェノロジーまたはCタイプのような餌としての悪い質的条件は、直接的な食害防衛機構とみなすことができた。一方、Dタイプのイヌガラシも、間接的な防衛機構を持つことが示唆された。

アブラナ科植物を利用する植食性昆虫の群集において、食性幅の狭い植食者ほどその種数と個体数の比率が高いという事実は、一般には彼らがアブラナ科やその中の特定属の植物へ特殊化することによって、より高い植物の利用能力が得られることを示唆している。しかし、アブラナ科植物に共通するカラシ油配糖体や植物種ごとに異なるそれ以外の防衛機構に対する適応のトレードオフが、植食性昆虫の多様な食性幅を生み、こうした植物と植食者の個別の相互作用の集積が、植物種ごとに異なる植食者の群集構造を形成していると考えられた。

次に、アブラナ科植物のもつフェノロジー以外の食害防衛機構を具体的に検証した。Aタイプの植物は、春先に繁殖を終えて枯れるフェノロジーのために、植食者とほとんど遭遇しない。そこで、植食者と接する季節の長いB, C, Dの各タイプの植物について調べた。夏枯れするフェノロジーをもつBタイプの植物は、葉に対する夏期の植食性昆虫の食害を有効に回避しているようだが、種子の成熟期には植食者密度が急増する。しかし、種子を包みこむ長角果はあまり食害を受けていない。オオバタネツケバナで調べたところ、この植物の長角果は、室内の種子が完熟すると果皮が弾けてこれらを散布す

る。しかし、種子が未熟でも大型の植食者の食い付きに対して果皮は同様に弾け、その際に散布された種子の一部は発芽できずに死亡する。この果皮の特性がもたらす食害防衛効果を数式モデルで予測した結果、植食者の食い付きに対して果皮が弾け、植食者は株上から頻繁に放逐されることによって、多くの種子が被害を免れると考えられた。したがって、この果皮の特性は種子食者に対する物理的な誘導防衛機構とみなせ、散布された未熟種子の死亡は防衛を誘導するための適応度コストとみなせた。この補助的な種子の防衛機構によって、オオバタネツケバナは初夏の高い植食者密度にも関わらず、存続できると考えられた。

一年中地上部を維持するCタイプの植物の葉は、いずれも悪い質的条件で防衛されていたが、その維持機構の特性は植物種によって異なった。ハクサンハタザオの葉の悪い質的条件は構成的な性格を持つが、ワサビの葉の悪い質的条件は、葉脈を通じて葉内に普及する可動物質によって維持されているようだった。ワサビはヘリジロカラスノメイガという寄主植物スペシャリストに独占的に利用されていた。彼らの4齢幼虫は、摂食前に葉柄近くの葉脈をトレンチ行動によって切断する。ワサビの葉の悪い質的条件の維持機構の特性とこのトレンチ行動との因果関係を調べた。葉脈を切断された葉では、通常はワサビを利用できない植食者が生存できることや、トレンチ行動を妨げた場合にヘリジロカラスノメイガの発育日数が延長することから、トレンチ行動はワサビの葉の悪い質的条件を改善する対抗適応であると考えられた。このヘリジロカラスノメイガだけがワサビを利用している事実は、他の全ての植食者がワサビの防衛機構によって排除されている結果と思われた。

直接的な食害防衛機構を持たないDタイプのイヌガラシは、多くの植食性昆虫種に利用されたが、それらの総個体数は他の植物種と同程度に低く、植食者の天敵による制御を示唆した。そこで、イヌガラシと植食性昆虫、さらにその捕食者であるアリとの3者間関係を検証して以下の結果を得た。(1)

モンシロチョウ属の幼虫はイヌガラシの最大の食害者であり、重大な被害を及ぼしうる。(2)アリは花蜜を求めてイヌガラシに誘引される。(3)イヌガラシの花蜜量の時間的パターンはアリを誘引するのに都合がよい。(4)アリはイヌガラシ上のモンシロチョウ属の幼虫を捕食する。(5)アリは、イヌガラシの食害率を低くする。(6)アリの活動は他の訪花者の活動を妨害しないので、イヌガラシの有性繁殖を妨げないだろう。以上より、自家和合性植物であるイヌガラシの花蜜が、花外蜜腺と同様に植食者に対する間接的防衛機構として役立っていることが示された。また、イヌガラシは葉に大きな被害を受けると、根の成長を犠牲にして種子を過補償することがわかった。増産された種子の分散と休眠は、高い食害率を受ける不適な生育場所からの時空的な脱出機会を増やすだろう。この過補償反応を、アリまかせの防衛を補完する条件付け戦略として考察した。

アブラナ科植物の食害防衛機構の種類は、植物自身のフェノロジーと密接に関連し、食害を回避できるフェノロジーと他の防衛機構は代替的な関係にあった。したがってこのことは、フェノロジーと食害防衛機構が食害の選択圧の影響を受けていることを強く示唆した。本研究で例示したような形態形質を転用した防衛機構も、二次代謝物質を用いた化学的防衛機構と同様に、食害防衛の主要形態として注目されるべきだろう。

アブラナ科植物とそのスペシャリストの植食性昆虫群集という、いわば閉鎖した相互作用系でみられた両者の相互作用のパターンは、植物と植食性昆虫の敵対的な拡散共進化のモデルケースと考えられた。

謝辞

本研究を進めるにあたり、懇切なご指導を終始いただいた京都大学農学部昆虫学研究室の大崎直太博士に心からお礼申し上げます。先生には、植物と植食性昆虫の相互作用を研究する機会をいただき、生態学において普遍的なパターンを認識することの重要性を教えていただきました。久野英二教授には、終始貴重な御教示と暖かい御支援をいただくとともに、本論文の不明瞭な点をなおしていただきました。同研究室の高藤晃雄博士、井上民二博士(現在京大生態学研究センター)、西田隆義博士、沢田裕一博士(現在滋賀県立短期大学)、角谷岳彦博士には、数々の有益な御助言や激励をいただきました。長坂幸吉博士と香取郁夫氏には、調査地と材料に関する貴重な助言をいただきました。M. R. J. Boots博士には投稿論文の英文を校閲していただきました。また、セミナーなどを通じた院生の皆さんとの討論は、私にとって大きな刺激となりました。深く感謝いたします。

京都医療技術短期大学の佐藤芳文博士、京都工芸繊維大学繊維学部の山岡亮平博士と堀越万有美氏、京大農学部農薬研究施設の高林純示博士、同志社大学理工学研究所の川崎廣吉教授には、共同研究などを通じて有益な討論と助言をいただきました。北海道大学低温科学研究所の大串隆之博士、長崎県立大学の鈴木信彦博士、金沢大学理学部の中村浩二博士、北海道大学農学部の秋元信一氏と小松正博士、森林総合研究所北海道支所の尾崎研一博士には、植食性昆虫をめぐる諸問題について多くの有益な助言をいただきました。筑波大学生物科学系の鷺谷いづみ博士、九州大学理学部の矢原徹一博士、東京大学理学部植物園の横山潤氏、京大理学部の河野昭一教授、京大農学部の武田博清博士、山末祐二博士、三浦勲一氏、二井一禎博士には、植物の生態などに関する有益な助言をいただきました。京大農学部の阪本寧男教授(現在龍谷大学)、松坂商業高校の村岡一幸氏、京大理学部の工藤洋博士には、ア

ブラナ科野生植物に関する貴重な情報を提供していただきました。久留米大学医学部の木元新作教授、京大総合人間学部の加藤真博士、京大昆虫研の山崎一夫氏には、昆虫類の同定でお世話になりました。また、中筋房夫教授(岡山大学農学部)、松田裕之博士(九州大学理学部)、橋本佳明博士(兵庫県立人と自然の博物館)、阿部芳久博士(京都府立大学農学部)、沼田英治博士(大阪市立大学理学部)、菊江佳世子博士(国際基督教大学)ほか多くの方々から暖かい助言と励ましをいただきました。本研究を支えてくださった皆様に対し、ここに深く感謝の意を表します。

最後に、研究者として歩むことを理解し支援してくれた両親 一郎・昌および義父母 田中忠美・よね、そして私の研究生活を物心両面で支え、研究時間の確保に協力してくれた妻 智子に心から感謝します。

引用文献

- Aide, T. M. (1988) Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*. 336: 574-575.
- Andow, D. A. and O. Imura (1994) Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants. *Ecology*. 75: 296-300.
- 朝比奈正二郎、枝重忠夫、原淳、日高輝展、平嶋義宏、久松定成、石原保、石川良輔、伊藤修四郎、金子清俊、加納六郎、河野光子、黒沢三樹男、桑田一男、宮本正一、宮武睦夫、宮武頼夫、桃井節也、緒方一喜、岡田豊日、笹川満廣、宗林正人、立川哲三郎、高橋三雄、富樫一次、徳永雅明、堤千里、内田一、渡辺千尚、安松京三 (1965) 朝比奈正二郎、石原保、安松京三 (編) 原色昆虫大圖鑑 第3巻 北隆館
- Augspurger, C. S. (1981) Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 62: 775-788.
- Baldwin, I. T. (1988) Short-term damage-induced increases in tobacco alkaloids protect plants. *Oecologia*. 75: 367-370.
- Baldwin, I. T., C. L. Sims and S. E. Kean (1990) The reproductive consequences associated with inducible alkaloidal responses in wild tobacco. *Ecology*. 71: 252-262.
- Baldwin, I. T. (1992) Chemical changes rapidly induced by folivory. 1-23. In E. A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. 5 CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Baldwin, I. T. and J. C. Schultz (1983) Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*. 221: 277-279.
- Baldwin, I. T., M. J. Karb and T. E. Ohnmeiss (1994) Allocation of ^{15}N from nitrate to nicotine: production and turnover of a damage-induced mobile defense. *Ecology*.

75: 1703-1713.

Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley and L. F. Pitelka. (1987) Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*. 37: 58-67.

Belsky, A. J. (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.* 127: 870-892.

Bentley, B. L. (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.

Berenbaum, M. R. (1990) Evolution of specialization in insect-umbellifer associations. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 319-343.

Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl and K. Lee (1989) Chemical barriers to adaptation by a specialist herbivore. *Oecologia*. 80: 501-506.

Bergelson, J. and M. J. Crawley (1992) Herbivory and *Ipomopsis Aggregata*: The disadvantage of being eaten. (Notes and comments) *Am. Nat.* 139: 870-882.

Bernays, E. and M. Graham (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*. 69: 886-892.

Berryman, A. A. (1988) Towards a unified theory of plant defense. 39-56. In W. J. Mattson, J. Levieux and C. Bernard-Dagan (ed.) *Mechanisms of woody plant defenses against insects*. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.

Blau, P. A., P. Feeny and L. Contardo (1978) Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: A contrast in toxicity and tolerance. *Science*. 200: 1296-1298.

Brattsten, L. B. (1988) Enzymic adaptations in leaf-feeding insects to host-plant allelochemicals. *Journ. Chem. Ecol.* 14: 1919-1939.

Briggs, M. A. and J. C. Schultz (1990) Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. II. Trade-offs among growth, reproduction and defense. *Oecologia*. 83: 32-37.

Brown, D. G. (1988) The cost of plant defense: an experimental analysis with inducible

- proteinase inhibitors in tomato. *Oecologia*. 76: 467-470.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. III and D. R. Klein (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*. 40: 357-368.
- Bryant, J. P., F. D. Provenza, J. Pastor, P. B. Reichardt, T. P. Clausen and J. T. du Toit (1991) Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 431-446.
- Bush, G. L. (1975) Modes of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6: 334-364.
- Carroll, C. R. and C. A. Hoffman (1980) Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*. 209: 414-416.
- Cates, R. G. (1975) The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology*. 56: 391-400.
- Chew, F. S. (1977) Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. II. The distribution of eggs on potential food plants. *Evolution*. 31: 568-579.
- Chew, F. S. (1988) Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or, do glucosinolates always control interactions of Cruciferae with their potential herbivores and symbionts? No! 81-112. In K. C. Spencer (ed.) *Chemical Mediation of Coevolution*. Academic Press, New York.
- Coley, P. D. (1983) Herbivory and defense characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.
- Coley, P. D. (1986) Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia*. 70: 238-241.
- Coley, P. D., J. P. Bryant and F. S. Chapin III (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230: 895-899.
- Collinge, S. K. and S. M. Louda (1989) Influence of plant phenology on the insect herbivore/bittercress interaction. *Oecologia*. 79: 111-116.

- Connell, J. H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. 42: 710-723.
- Courtney, S. P. and T. T. Kibota (1990) Mother doesn't know the best: selection of hosts by ovipositing insects. 161-188. In E. A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. 2 CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Crawley, M. J. (1983) "*Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*", Blackwell, Oxford.
- Crawley, M. J. (1985) Reduction of oak fecundity by low-density herbivore population. *Nature*. 314: 163-164.
- Cushman, J. H. and T. G. Whitham (1989) Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology*. 70: 1040-1047.
- David, W. A. L. and B. O. C. Gardiner (1966) Mustard oil glucosides as feeding stimulants for *Pieris brassicae* larvae in a semi-synthetic diet. *Ent. Exp. Appl.* 9: 247-255.
- Dicke, M and M. W. Sabelis (1988) How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. Journ. Zool.* 38: 148-165.
- Dirzo, R. and J. L. Harper (1982) Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journ. Ecol.* 70: 101-117.
- Dominguez, C. A., R. Dirzo and S. H. Bullock (1989) On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos*. 56: 109-114.
- Dowd, P. F., C. M. Smith and T. C. Sparks (1983) Detoxification of plant toxins by insects. *Insect Biochem.* 13: 453-468.
- Duffey, S. S. (1980) Sequestration of plant natural products by insects. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 447-477.

- Dussourd, D. E. and R. F. Denno (1991) Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology*. 72: 1383-1396.
- Edwards, P. J. and S. D. Wratten (1983) Wound induced defenses in plants and their consequences for patterns of insect grazing. *Oecologia*. 59: 88-93.
- Edwards, P. J., S. D. Wratten and S. Greenwood (1986) Palatability of British trees to insects: constitutive and induced defences. *Oecologia*. 69: 316-319.
- Ehrlich, P. R. and P. H. Raven (1964) Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*. 18: 586-608.
- Erickson, J. M. and P. Feeny (1974) Sinigrin: A chemical barrier to the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Ecology*. 55: 103-111.
- Ettlinger, M. G. and A. Kjaer (1968) Sulfur compounds in plants. *Rec. Adv. Phytochem.* 1: 59-144.
- Feeny, P. (1975) Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. 3-19. In L. E. Gilbert and P. H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. of Texas Press, Austin.
- Feeny, P. (1976) Plant apparency and chemical defence. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Feeny, P. (1977) Defensive ecology of the Cruciferae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 221-234.
- Fowler, S. V. and M. MacGarvin (1985) The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. *Journ. Anim. Ecol.* 54: 847-855.
- Futuyma, D. J. (1983) Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. 227-244. In S. Ahmad (ed.) *Herbivorous Insects*. Academic, New York.
- Futuyma, D. J. and F. Gould (1979) Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Monogr.* 49: 33-50.

- Futuyma, D. J. & S. C. Peterson (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Annu. Rev. Entomol.* 30: 217-238.
- Futuyma, D. J. and Philippi, T. E. (1987) Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution.* 41: 269-279.
- Gershenzon, J. (1992) The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. 105-173. In E. A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. 5 CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Gould, F. (1979) Rapid host range evolution in a population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae* Koch. *Evolution.* 33: 791-802.
- Gould, F. (1988) Genetics of pairwise and multispecies plant-herbivore coevolution. 13-55. In K. C. Spencer (ed.) *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, San Diego.
- Gould, S. J. and E. S. Vrba (1982) Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology.* 8: 4-15.
- Grevstad, F. S. and B. W. Klepetka (1992) The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suit of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia.* 92: 399-404.
- Hagen, K. S. (1986) Ecosystem analysis: Plant cultivars (HPR), entomophagous species and food supplements. 151-197. In D. J. Boethel and R. D. Eikenbary (eds.) *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects*. Wiley, New York.
- Hairston, N. G., F. E. Smith and L. B. Slobodkin (1960) Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.
- Hare, J. D. (1990) Ecology and management of the Colorado potato beetle. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 81-100.

- Hare, J. D. & G. G. Kennedy (1986) Genetic variation in plant-insect associations: Survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution*. 40: 1031-1043.
- Hartgerink, A. P. and F. A. Bazzaz (1984) Seedling-scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology*. 65: 198-206.
- Hartnett, D. C. (1989) Density- and growth stage-dependent responses to defoliation in two rhizomatous grasses. *Oecologia*. 80: 414-420.
- Haukioja, E. and P. Niemela (1977) Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree. *Ann. Zool. Fennici*. 14: 48-52.
- 林匡夫、森本桂、木元新作 (1984) 原色日本甲虫図鑑(IV) 保育社
- Hedges, P. A. (1986) Bracken, ants and extrafloral nectaries. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *Journ. Anim. Ecol.* 55: 795-809.
- Hedge, I. C. (1976) A systematic and geographical survey of the Old World Cruciferae. 1-45. In J. G. Vaughan, A. J. MacLeod and B. M. G. Jones (eds.) *The Biology and Chemistry of the Cruciferae*. Academic press, New York.
- Heinrich, B. and P. H. Raven (1972) Energetics and pollination ecology. *Science*. 176: 597-602.
- Hunter, M. D. (1992) Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. 288-325. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds.) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.
- Huxley, C. R. (1986) Evolution of benevolent ant-plant relationships. 257-282. In B. E. Juniper and T. R. E. Southwood (ed.) *Insects and the plant surface*. Arnold, London.
- Huxley, C. R. (1989) Ants and plants: a diversity of interactions. 1-14. In C. R. Huxley

- and D. F. Cutler (ed.) *Ant-plant interactions*. Oxford, New York, Tokyo.
- Ito, F. and S. Higashi (1991) An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids. *Journ. Anim. Ecol.* 60: 463-470.
- 井上寛、岡野磨瑳郎、白水隆、杉繁郎、山本英穂 (1959) 原色昆虫大圖鑑 第 1 卷 (蝶・蛾篇) 北隆館
- 井上寛、杉繁郎、黒子浩、森内茂、川辺 湛 (1982) 日本産蛾類大図鑑 講談社
- Jaenike, J. (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 243-273.
- Jakob, F. (1977) Evolution and tinkering. *Science*. 196: 1161-1166.
- Janzen, D. H. (1966) Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*. 20: 249-275.
- Janzen, D. H. (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- Janzen, D. H. (1980) When is it coevolution? *Evolution*. 34: 611-612.
- Jermey, T. (1984) Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.* 124: 609-630.
- Jones, C. G. and J. H. Lawton (1991) Plant chemistry and insect species richness of British umbellifers. *Journ. Anim. Ecol.* 60: 767-777.
- Karban, R. (1993) Costs and benefits of induced resistance and plant density for a native shrub, *Gossypium thurberi*. *Ecology*. 74: 9-19.
- Karban, R. and J. H. Myers (1989) Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- Karban, R. and R. E. Ricklefs (1984) Leaf traits and the species richness and abundance of Lepidopteran larvae on deciduous trees in southern Ontario. *Oikos*. 43: 165-170.
- 河野昭一 (1974) 植物の進化生物学 第二巻 種の分化と適応 三省堂
- Kennedy, C. E. J. and T. R. E. Southwood (1984) The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. *Journ. Anim. Ecol.* 53: 455-478.

- 木俣美樹男 (1986) イヌガラシ属の生活史戦略に関する生態遺伝学的研究 昭和59年度科学研究費補助金研究成果報告書
- Kimata, M. and S. Sakamoto (1982) Interrelationships between the mode of reproduction and the habitat of two weedy *Agropyron* species, *A. tsukushiense* and *A. humidorum*, Gramineae. *Weed Res. (Japan)* 27: 103-111.
- 木元新作、滝沢春雄 (1994) 日本産ハムシ類幼虫・成虫分類図鑑 東海大学出版会
- Kinsman, S. and W. J. Platt (1984) The impact of a herbivore upon *Mirabilis hirsuta*, a fugitive prairie plant. *Oecologia*. 65: 2-6.
- 北村四郎、村田源 (1961) 原色日本植物図鑑 (中) 草本編 (II) 離弁花類 保育社
- Kobayashi, H., T. Tominaga and K. Ueki (1986) Clonal variation in the sprouting pattern of the tubers in *Eleocharis kuroguwai*, a Cyperaceous weed, with special reference to its perennation strategy. *Plant Species Biol.* 1: 127-134.
- Koptur, S. (1979) Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Am. Journ. Bot.* 66: 1016-1020.
- Koptur, S. and J. H. Lawton (1988) Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology*. 69: 278-283.
- Krischik, V. A., R. W. Goth and P. Barbosa (1991) Generalized plant defense: effects of multiple species. *Oecologia*. 85: 562-571.
- Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Res. Popul. Ecol.* 34: 275-284.
- Leather, S. R. (1986) Insect species richness of the British Rosaceae: The importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. *Journ. Anim. Ecol.* 55: 841-860.
- Letourneau, D. K. (1988) Conceptual framework of three-trophic-level interactions. 1-9. In D. K. Letourneau and P. Barbosa (eds.) *Novel Aspects of Insect-Plant*

- Interactions*. Wiley, New York.
- Levin, D. A. (1973) The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48: 3-15.
- Levin, D. A. (1976) The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 121-159.
- Levins, R. and R. H. MacArthur (1969) A hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*. 50: 910-911.
- Louda, S. (1984) Herbivory effects on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology*. 65: 1379-1386.
- Mattson, W. J., R. K. Lawrence, R. A. Haack, D. A. Herms and P-J. Charles (1988) Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. 3-38. In W. J. Mattson, J. Levieux and C. Bernard-Dagan (ed.) *Mechanisms of woody plant defenses against insects*. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- McKey, D. (1979) The distribution of secondary compounds within plants. 55-133. In G. A. Rosenthal and D. H. Janzen (eds.) *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- McNaughton, S. J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*. 40: 329-336.
- Mitter, C. and D. R. Brooks (1983) Phylogenetic aspects of coevolution. 65-98. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Moran, N. A. (1988) The evolution of host-plant alternation in aphids: evidence for specialization as a dead end. *Am. Nat.* 132: 681-706.
- Mound, L. A. (1962) Extrafloral nectaries of cotton and their secretions. *Emp. Cotton Grow. Rev.* 39: 254-261.
- Mueggler, W. F. (1972) Influence of competition on the response of bluebunch

- wheatgrass to clipping. -*J. Range Manage.* 25: 88-92.
- Muraoka, K. and M. Watanabe (1994) A preliminary study of nectar production of the field cress, *Rorippa indica*, in relation to the age of its flowers. *Ecol. Res.* 9: 33-36.
- Myers, J. H. and D. Bazely (1990) Thorns, spines, prickles and hairs: are they stimulated by herbivory and do they deter herbivores? 325-344. In M. J. Raupp and D. W. Tallamy (eds.) *Phytochemical Induction by Herbivores*. Wiley, New York.
- Nagasaka, K. (1991) Crucial factors determining the spatio-temporal distribution patterns of three *Athalia* sawflies feeding on common cruciferous plants. *Res. Popul. Ecol.* 33: 115-128.
- Nagasaka, K. (1992) Why does only *Athalia japonica* enter summer diapause among three sympatric *Athalia* sawflies feeding on crucifers? *Res. Popul. Ecol.* 34: 383-395.
- 長田武正 (1981) 原色野草観察検索図鑑 保育社
- 中根猛彦、大林一夫、野村鎮、黒沢良彦 (1963) 原色昆虫大圖鑑 第2巻 (甲虫篇) 北隆館
- Ohsaki, N. (1979) Comparative population studies of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete*, *P. napi*, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. *Res. Popul. Ecol.* 20: 278-296.
- Ohsaki, N. (1986) Body temperatures and behavioral thermoregulation strategies of three *Pieris* butterflies in relation to solar radiation. *Journ. Ethol.* 4: 1-9.
- Ohsaki, N. and Y. Sato (1994) Foodplant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and intrinsic quality of food plants. *Ecology*. 75: 59-68.
- Ojala, A. (1985) Variation of *Angelica archangelica* subsp. *archangelica* (Apiaceae) in northern Fennoscandia. *Ann. Bot. Fennici*. 22: 183-194.
- Ottosen, C. O. (1987) Male bumblebees (*Bombus hortorum* L.) as pollinators of

- Lonicera periclymenum* L. in northeastern Zealand, Denmark. *Flora* (Jena) 179: 155-161.
- Paige, K. N. and T. G. Whitham (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten. *Am. Nat.* 129: 407-416.
- Peet, R. K. (1974) The measurement of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson and A. E. Weis (1980) Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Raju, A. J. S. (1989) Reproductive ecology of *Ocimum americanum* L. and *O. bacilicum* L. (Lamiaceae) in India. *Plant species biol.* 4: 107-116.
- Rausher, M. D. (1984a) Trade-offs in performance on different hosts: evidence from within- and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. *Evolution.* 38: 582-595.
- Rausher, M. D. (1984b) The evolution of habitat selection in subdivided populations. *Evolution.* 38: 596-608.
- Rausher, M. D. (1988) Is coevolution dead? *Ecology.* 69: 898-901.
- Rausher, M. D., K. Iwao, E. L. Simms, N. Ohsaki and D. Hall (1993) Induced resistance in *Ipomoea purpurea*. *Ecology.* 74: 20-29.
- Renwick, J. A. A. (1988) Comparative mechanisms of host selection by insects attacking pine trees and crucifers. 303-316. In K. C. Spencer (ed.) *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, San Diego.
- Rhoades, D. F. and R. G. Cates (1976) Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 168-213.
- Rhoades, D. F. (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. 4-43. In

- G. A. Rosenthal and D. H. Janzen (eds.) *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Schemske, D. W. (1983) Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. 67-109. In M. H. Nitecki (ed.) *Coevolution*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Service, P. (1984) Genotypic interactions in an aphid-host plant relationship: *Uroleucon rudbeckiae* and *Rudbeckia laciniata*. *Oecologia*. 61: 271-276.
- Shapiro, A. M. and J. E. DeVay (1987) Hypersensitivity reaction of *Brassica nigra* L. (Cruciferae) kills eggs of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Oecologia*. 71: 631-632.
- Simms, E. L. (1992) Cost of plant resistance to herbivores. 392-425. In R. Fritz and E. L. Simms (eds.) *Plant resistance: ecology and evolution*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Simms, E. L. and M. D. Rausher (1987) Costs and benefits of the evolution of plant defence against herbivory. *Am. Nat.* 130: 570-581.
- Simms, E. L. and M. D. Rausher (1989) The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. II. Natural selection by insects and costs of resistance. *Evolution* 43: 573-585.
- Smith, L. L., J. Lanza and G. C. Smith (1990) Amino acid concentrations in the extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology*. 71: 107-115.
- Southwood, T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journ. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Stephen, J. R. and C. R. Carroll (1982) Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology*. 63: 1979-1983.
- Stephenson, A. G. (1982) The role of extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting

- herbivory and increasing fruit production. *Ecology*. 63: 663-669.
- Strong, D. R. (1988) Insect host range. *Ecology*. 69: 885.
- Strong, D. R., J. H. Lawton and T. R. E. Southwood (1984) *Insects on Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tallamy, D. W. (1985) Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced curcurbit defenses. *Ecology*. 66: 1574-1579.
- Taylor, O. R. Jr. and D. W. Inouye (1985) Synchrony and periodicity of flowering in *Frasera speciosa* (Gentianaceae). *Ecology*. 66: 521-527.
- Thompson, J. N. (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entmol. Exp. Appl.* 47: 3-14.
- Thompson, J. N. (1989) Concepts of coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 4: 179-183.
- Thompson, J. H. and O. Pellmyr (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 65-89.
- Tilman, D. (1978) Cherries, ants, and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillar to ant predation. *Ecology*. 59: 686-692.
- Usher, B. F. and P. Feeny (1983) Atypical secondary compounds in the family Cruciferae: Test for toxicity to *Pieris rapae*, an adapted crucifer-feeding insect. *Entomol. Exp. Appl.* 34: 257-265.
- Van Emden, H. F. (1972) Aphids as phytochemists. 25-43. In J. B. Harbone (ed.) *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London.
- VanEtten, C. H. and H. L. Tookey (1979) Chemistry and biological effects of glucosinolates. 471-500. In G. A. Rosenthal and D. H. Janzen (eds.) *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Via, S. (1984a) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype environment interaction in larval performance on different host plant

- species. *Evolution*. 38: 881-895.
- Via, S. (1984b) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution*. 38: 896-905.
- Via, S. (1986) Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution*. 40: 778-785.
- Via, S. (1991) Specialized host plant performance of pea aphid clones is not altered by experience. *Ecology*. 72: 1420-1427.
- Weber, G. (1985) Genetic variability in host plant adaptation of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 38: 49-56.
- Williams, A. G. and T. G. Whitham (1986) Premature leaf abscission: and induced plant defense against gall aphids. *Ecology*. 67: 1619-1627.
- 矢野修一 (1993) 植物のフェノロジーと質的条件に対応した植食性昆虫群集 142-156. 鷲谷いづみ、大串隆之 (編) シリーズ地球共生系 第5巻 動物と植物の利用しあう関係 第8章 平凡社
- Yano, S. (1993) The plastic reproductive allocation of the cruciferous perennial *Rorippa indica* in response to different degrees of feeding damage. *Res. Popul. Ecol.* 35: 349-359.
- Yano, S. (1994a) Flower nectar of an autogamous perennial *Rorippa indica* as an indirect defense mechanism against herbivorous insects. *Res. Popul. Ecol.* 36: 63-71.
- Yano S. (1994b) Ecological and evolutionary interactions between wild crucifers and their herbivorous insects. *Plant Species Biology*. 9: 137-143.
- Yano, S. and N. Ohsaki (1993) The phenology and intrinsic quality of wild crucifers that determine the community structure of their herbivorous insects. *Res. Popul. Ecol.* 35: 151-170.

山本光人、中臣謙太郎、佐藤力夫、中島秀雄、大和田守 (1987) 杉繁郎(編) 日本産蛾類生態図鑑 講談社

Zangerl, A. R., M. R. Berenbaum and J. K. Nitao (1991) Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defense against a specialist herbivore. *Evol. Ecol.* 5: 136-145.

Zangerl, A. R. and M. R. Berenbaum (1993) Plant chemistry, insect adaptations to plant chemistry, and host plant utilization patterns. *Ecology*. 74: 47-54.